АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXVI, ВЫП. 11

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА ★ 1957

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ZOOLOGICHESKY ZHURNAL

ОСНОВАН АКАД. А. Н. СЕВЕРЦОВЫМ

1957

ТОМ XXXVI ноябрь **ВЫПУСК 11**

СОДЕРЖАНИЕ

Адрес редакции:

Москва, Б-64, Подсосенский пер., д. 21,
Издательство Академии наук СССР,
Редакция «Зоологического журнала»

1917—1957

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXVI 1957 ВЫП. 11

СОСТОЯНИЕ СОВЕТСКОЙ ЗООЛОГИИ К СОРОКАЛЕТИЮ ВЕЛИКОЙ ОКТЯБРЬСКОЙ СОЦИАЛИСТИЧЕСКОЙ РЕВОЛЮЦИИ

Акад. Е. Н. ПАВЛОВСКИЙ

Сорок лет строительства и мощного развития первого в мире социалистического государства, рожденного Великой Октябрьской социалистической революцией, — это срок если не целой жизни человека, то доброй ее половины. Сколько питомцев Октября уже перешагнуло через такой перевальный возрастной рубеж? Сыны Октября, молодое и старое поколения рабочих, крестьян и интеллигенции сплоченно работают под руководством Коммунистической партии над поставленной XX съездом партии задачей построения коммунистического общества. Последовательными этапами на пути достижения этой великой цели являются: дальнейшая индустриализация страны, технически и экономически совершенное использование ее разнообразных неиссякаемых энергетических ресурсов, крутой подъем сельского хозяйства, пробуждение к жизни втуне лежащих целинных земель (первые годы освоения их уже дали в общей совокупности самые крупные урожаи зерновых). Вполне реальной является конкретно поставленная многосторонняя задача — догнать США по производству мяса, молока и масла на душу населения. Работники сельского хозяйства с энтузиазмом работают над ее выполнением. Данные Статистического управления при Совете Министров СССР о выполнении государственного плана за первую половину 1957 г. показали значительный рост поголовья крупного и мелкого рогатого скота и свиней, увеличение надоя молока и заготовок яиц, — все это говорит о реальной возможности достижения поставленной Партией и Правительством огромной цели.

Вместе с тем некоторые отрасли народного хозяйства, в частности рыбная промышленность, не дают еще стопроцентного выполнения годового плана. Такое стихийное явление, как обмеление Каспийского моря, вывело из строя северо-восточную его часть, служившую раньше нагульной площадью для промысловых рыб. Перегораживание наших крупнейших рек плотинами гидроэлектрических станций нарушает нормальное продвижение проходных рыб в верховья рек для нереста и требует иной системы разведения рыб в специальных хозяйствах с выпуском молоди в низовья рек для ската ее в моря. В новых пресноводных морях должно произойти развитие растительных и животных организмов как пищевой базы для рыб. Это процесс продолжительный, и его следует ускорить всеми возможными способами (в частности, удобрением водоемов), что даст возможность поднять рыбную продуктивность водоемов, включая в их число и искусственные пруды. Все такого рода работы должны производиться на надежной научной основе.

В лесном хозяйстве серьезной задачей является борьба с сибирским шелкопрядом, губящим леса и приносящим огромный ущерб нашему народному хозяйству.

Трудящиеся братского Союза Советских Социалистических Республик сейчас подытоживают результаты работы каждый в своей отрасли и бе-

рут на себя социалистические обязательства в ознаменование сорокалетия Октября. Следовательно, предъюбилейное время является также и отчетным для научных учреждений и организаций.

«Зоологический журнал» является единственным периодическим изданием, регулярно публикующим работы по систематике, фауне, морфологии, эмбриологии, экологии и паразитологии животных, а также критические и дискуссионные статьи по теоретическим вопросам и информации. Не все эти отрасли зоологических наук одинаково равномерно представлены на страницах журнала. Зоологический журнал издается 12 раз в год. Он был основан акад. А. Н. Северцовым, как журнал типа «Zoologischer Anzeiger» для публикования небольших по объему работ морфологического характера. В годы Октябрьской Революции последовал перерыв в его издании; в последующем журнал перешел в ведение Академии наук СССР, изменил свое направление и при главном редакторе академике С. А. Зернове почти наполовину своего увеличенного объема стал гидробиологическим, с полным исключением систематики. Затем, начиная с 1942 г., при новом составе редакции, Зоологический журнал, проделав дальнейшую эволюцию, стал действительно всесоюзным органом, показателем чего является некоторый перевес количества статей, получаемых из различных городов СССР, над публикуемыми в журнале работами московских и ленинградских авторов. Редакция Зоологического журнала стремится подбирать для номеров журнала разнообразные статьи, но в некоторых случаях она выпускала и номера журнала с работами, направленными к одной общей цели: например, поднятия интереса к систематике. Это оказало влияние на развитие зоологии в некоторых дружественных государствах народной демократии. В Румынии, Венгрии, Югославии, Китае и в других государствах были опубликованы переводы статей из Зоологического журнала руководящего значения. Объем нашего журнала к 1956 г. был увеличен вдвое, и журнал стал выходить ежемесячно.

В какой мере Зоологический журнал отражает особенности развития собственно зоологических специальностей в советское время? Главное, что следует отметить, это возрождение систематики, которая, после известного периода идеологической перестройки, заняла должное положение основной зоологической специальности. В пределах возможного вид изучается в его естественном окружении с учетом особого его значения. В качестве критериев описания новых видов используются все подходящие для этого особенности, не только наружные — морфологические, но и анатомические, биологические, экологические и др. Конечно, остается и останется необходимость описания новых видов по накопленным в прежние времена музейным материалам и материалам, получаемым из отдаленных и трудно доступных мест в неживом состоянии.

Далеко вперед шагнули фаунистические исследования. Они часто являются эколого-фаунистическими, биоценологическими и дают твердую основу для решения специальных вопросов, которые связаны с сопредельными науками или сами по себе имеют большое и новое значение. Таковы, например, исследования, обеспечивающие выявление животных, особи которых могут быть резервуарами возбудителей вирусных, бактериальных, протозойных болезней и гельминтозов человека, домашних и промысловых животных. Сходное по идее значение имеет изучение дикой фауны, как источника вредителей сельскохозяйственных культур, могущих подвергнуться ее воздействию непосредственно при введении посевов этих культур. Так, различные вредные насекомые, живущие на сорняках, окружающих пашни, переходят на возделываемые культуры. То же происходит при вырубке лесов с целью подготовки участков под огороды на сопках Дальнего Востока. В первый же год посадки огурцы, помидоры и другие культуры подвергаются нападению различных насекомых дикой фауны без всякого периода адаптации последних к новым объектам питания. Это

поистине внезапное появление новых вредителей, издревле существовавших в дикой природе. Отсюда вытекает необходимость заблаговременного изучения состава дикой фауны, представляющего вполне актуальную задачу общего значения. Но фауна включает и очень много полезных для народного хозяйства видов (опылители, промысловые животные и др.), поэтому ее значение поднимается на высоту природной производительной силы.

Это положение обязывает людей бережно относиться к природе, что, к сожалению, не всегда выполняется. Неотложной задачей является охрана природы, регламентируемая правительством по представляемым различными организациями материалам (предельные количественные нормы и сроки отлова и охоты, поддержание численности стада охотничьих животных, полный запрет охоты на определенных зверей и птиц и т. д.). Особые меры принимаются для восстановления численности соболей и вселения в состав фауны новых промысловых животных (ондатра и др.). Чрезвычайно возросла роль изучения фауны в интересах эпидемиологии (особо опасные болезни, трансмиссивные болезни), профилактической медицины, ветеринарии и др. В Академии наук СССР при отделении биологических наук работает Гельминтологическая лаборатория, разрабатывающая вопросы систематики, фауны паразитических червей и изучающая их в иммуннобиологическом и иных отношениях. Крупные сборы паразитических червей и обработка их сосредоточены во Всесоюзном гельминтологическом институте им. К. И. Скрябина Министерства сельского хозяйства СССР.

Все сказанное отразилось на развитии экологии, гидробиологии, паразитологии; потребовались экспериментальные исследования — лабораторные и полевые — по токсикологии и физиологии применительно к вредным животным первостепенного значения, разработка авиаметода для проведения на обширных территориях мероприятий по борьбе с сусликами, малярийными комарами и многое другое. В известной обстановке на первое место выступает необходимость индивидуальной и коллективной защиты людей, работающих на определенной территории в разгар сезона нападений гнуса или в зонах распространения природных очагов болезней. Все шире и шире при этих работах применяются комплексные исследования специалистов разных отраслей наук. Производственное и опытное проведение массовых истребительных мероприятий требует точных способов определения их результатов. Разработаны различные методы учета численности вредителей и методы прогноза ожидаемой в следующем году численности, например, грызунов, для заблаговременной подготовки мероприятий по борьбе с ними. Все работы такого рода в конечном результате являются сугубо практическими, но обосновываться и внедряться в практику они должны на научном фундаменте. В этой связи особенно четко проявляется руководящее значение основного идеологического принципа в науке — неразрывности единства теории и практики. При этом стирается резкая грань в подразделении наук на описательные и экспериментальные; все они одинаково важны — каждая на своем месте, в свое время, в определенных соотношениях.

Исключительной особенностью советского времени является необычайно широкое развитие экспедиционных исследований, что в большой мере касается и зоологии. Понятно, что в первую очередь проводились исследования специального характера, как, например, экспедиции с целью паразитологических обследований. Изучались особо опасные болезни, малярия, трансмиссивные болезни в советских субтропиках, гельминтозы, краевая патология, «новые» болезни и т. д. Хотя эти наименования звучат чисто медицински, при исследованиях соответствующих заболеваний значительная часть работы падала на долю зоологов различных специальностей. Число проведенных научных экспедиций превышает много сотен. Для разрешения новых задач выковался метод комплексного проведения

экспедиционных исследований, которые требовали развертывания работ прежде всего на местах.

Участие зоологов в комплексных экспедициях, например, эпидемиологического и эпизоотологического характера было обоюдно полезно, так как для успеха дела требовались весьма детальные исследования эколого-фаунистического характера при точном систематическом определении животных. Такими, например, были экспедиции по сезонным энцефалитам, особо опасным инфекциям, гемоспоридиозам и др.

К участию в этих экспедициях привлекались сотрудники республиканских, областных и других учреждений, что способствовало расширению работ не только в территориальном отношении, но и во времени (продолжение наблюдений в межэпидемический период или во все сезоны года и др.). Иногда результатом работ комплексных экспедиций являлось возникновение новых лабораторий и даже институтов в местах, где работали экспедиции.

Особенно знаменателен территориальный охват работами экспедиций таких мест, которые были ранее трудно доступны или куда вообще не проникал никто из исследователей. Возникли такие антиподы, как ледовые полярные станции и научное поселение в Антарктике. Уже самый морской путь к ним обогатил науку новыми материалами и наблюдениями (преимущественно гидробиологического характера).

Организовывались и с успехом проводились в Баренцовом, Черном, Каспийском, Белом и Аральском морях гидробиологические, ихтиологические, паразитологические экспедиции. Дальневосточные моря и Тихий океан бороздили суда Курило-Сахалинской экспедиции (Зоологический институт АН СССР и ТИНРО, исследования по обоснованию рыбного промысла) и специально оборудованное для научных океанических исследований судно «Витязь» Института океанологии АН СССР. Помимо обширных сборов, в процессе драгирования на «Витязе» определена наибольшая глубина (10 *км*) в Тихом океане, на которой также имеются свои обитатели.

Все эти упоминания являются набросками важнейшего, ибо более или менее полное изложение результатов деятельности всех экспедиций потребовало бы нескольких книг.

Необходимо отметить плодотворные результаты организации баз и филиалов АН СССР в братских республиках Советского Союза. Таким путем создавались стационары, деятельность которых облегчала труд приезжих экспедиций и способствовала его продуктивности. Особенно ярким примером явилось перебазирование большей части научных сотрудников Зоологического института АН СССР в Сталинабад, в Таджикский филиал Академии наук. Фактически почти все научные сотрудники Института работали как непрерывная экспедиция около трех лет, включая и зиму. Прослеживая возникновение и дальнейшую судьбу организованных в братских республиках филиалов, можно видеть, как они с течением времени преобразовались в Академии наук союзных республик. В ряде этих Академий имеются институты зоологии.

Следует вспомнить, что организация филиалов и баз АН СССР была плодом энергии покойного президента АН СССР академика В. Л. Комарова.

Зоологический институт и другие институты Академии наук СССР принимали ближайшее участие в организации Таджикского филиала АН СССР, на основе которого в результате почти 20-летней работы была создана Академия наук Таджикской ССР.

К участию в экспедициях привлекались и молодые сотрудники, что явилось прекрасной школой их формирования как полевых наблюдателей и экспериментаторов. Это имеет чрезвычайно важное значение в подготовке новых кадров, которые должны уметь коллективно и энергично работать и в лаборатории и в поле.

За советское время у нас выросла капитальная зоологическая литература: такие серийные издания, как «Фауна СССР», «Определители по фауне», труды институтов, многотомные монографии, тематические сборники работ, серийные методические пособия, инструкции, атласы различного содержания, труды всесоюзных совещаний проблемного характера (по ихтиологии и рыбоводству, гидробиологии внутренних водоемов, проблеме численности некоторых групп животных, паразитологии, гельминтологии, природной очаговости болезней, болезням рыб, краевой патологии, а также по колорадскому жуку, вредной черепашке и др.). Возродилось издание журнала «Энтомологическое обозрение», на очереди осуществление превращения непериодического издания Ихтиологической комиссии АН СССР «Вопросы ихтиологии» в журнал. Составлен ряд записок по развитию различных отраслей зоологии, как задач общегосударственного значения в аспекте планируемого роста в последующие пятилетки (по фауне, паразитологии, закономерностям динамики численности, поведения и распределения рыб и морских млекопитающих — в целях рационального использования и воспроизводства рыбных и нерыбных ресурсов морей и внутренних водоемов и др.). Растет научная литература по зоологии и паразитологии, публикуемая университетами — Ленинградским, Московским, Киевским и др., а также специализированным институтом (Мосрыбвтуз), кафедрами зоологии педагогических институтов Москвы, Ленинграда и др.

Академии наук братских республик вносят свой вклад в развитие зоологической и паразитологической науки, особенно там, где существуют институты зоологии (Киев, Алма-Ата, Сталинабад, Таллин и др.).

Из отраслевых медицинских учреждений много различных зоологических исследований по соответствующим специальностям проводится в институтах по борьбе с малярией, паразитологии и гельминтологии (Москва, Тбилиси, Самарканд и др.), в институтах эпидемиологии, вакцин и сывороток и др. Особое значение имеют зоологические и паразитологические работы отдела по природноочаговым болезням (ранее — отдела по паразитологии и медицинской зоологии) Института эпидемиологии и микробиологии им. почетного академика Н. Ф. Гамалея Академии медицинских наук СССР (бывш. ВИЭМ). Кафедра общей биологии и паразитологии Военно-медицинской академии им. С. М. Кирова выпускает обильную зоологическую и паразитологическую литературу. Кафедры общей биологии ряда медицинских институтов работают по различным вопросам зоологии и паразитологии (монографическое изучение пиявок, экспериментальная гельминтология, медицинская энтомологи и др.).

Совершенствуется практика координирования научных исследований. Начато составление общегосударственных сводных планов по некоторым разделам науки, имеющим большое практическое значение (например: сводный общесоюзный план исследований по ихтиологии, составленный Ихтиологической комиссией АН СССР по данным, собранным бассейновыми подкомиссиями; сводный план работ по проблеме природной очаговости болезней, проводимых в республиках Средней Азии, Казахстане и Западной Сибири, составляемый в результате работ специальных совещаний, созываемых Казахской Академией наук СССР — ее Зоологическим институтом). Общий план работ по медицинской паразитологии опубликован Комитетом по паразитологии при Ученом совете Министерства здравоохранения СССР; ныне эта организация перестраивается по системе Академии медицинских наук СССР, в которой выделены комиссии по ведущим проблемам планового и координационного характера.

Советские зоологи могут с известным чувством гордости оглянуться на прожитое СССР сорокалетие, чувствуя себя активными участниками великой общей работы по развитию культуры, народного хозяйства и здравоохранения советского государства. Но это чувство не имеет ничего общего с самоуспокоенностью, удовлетворением при мысли, что «многое

сделано». Сделано действительно многое, но тем больше возникает новых задач — по изучению «дефицитных» (в смысле недостатка или отсутствия ведающих ими специалистов) групп животных, по детальному изучению фауны, как таковой, а также под тем или иным углом зрения во всех местностях нашего государства, по освоению новых методов исследований при помощи совершенной оптики и другой аппаратуры, при широком применении в зоологии, ихтиологии, гидробиологии, паразитологии методов «меченых атомов» и многое другое. Еще очень и очень многое остается выполнить при помощи общепринятых методов исследований. Необходимо больше внимания уделять теоретическим и идеологическим дискуссиям по ведущим зоологическим и общебиологическим проблемам, каковы например: проблема вида, внутри- и межвидовые отношения; факторы эволюции; история становления фаун крупных частей страны; вопросы экологии и биоценологии применительно к комплексным исследованиям сельскохозяйственного, медицинского и теоретического характера и др.

Редакция Зоологического журнала не сомневается в том, что советские зоологи будут все дальше и дальше продвигаться по пути углубления своей специальности, по пути освоения новых методов и техники, что они будут стремиться к дальнейшей разработке общезоологических и теоретических задач.

Со своей стороны редакция журнала будет направлять внимание советских зоологов на разрешение очередных ведущих вопросов и возникающих новых задач. Кроме того, редакция будет всемерно расширять отдел информации (включая и personalia) и ожидает притока сообщений, заслуживающих общего внимания, о деятельности научных и научно-практических учреждений и кафедр высших учебных заведений. Этот раздел Зоологического журнала должен служить для укрепления связей между зоологами всех специальностей в Советском Союзе: редакция надеется, что зоологические учреждения будут оказывать регулярную поддержку этому начинанию Зоологического журнала. Редакция понимает важность и ответственность своей работы, видя с глубоким удовлетворением то влияние, которое Зоологический журнал оказывает на характер развития зоологических исследований как у нас на Родине, так и в дружественных странах народной демократии.

THE STATE OF SOVIET ZOOLOGY TO THE 40TH ANNIVERSARY OF THE GREAT OCTOBER SOCIALIST REVOLUTION

Acad. E. N. PAVLOVSKY

Summary

A brief review of the work of zoologists of the USSR for 40 years of the Soviet power is presented in the paper. Contemporary state of the research work of Soviet zoologists is outlined in different branches and problems of zoology in those connected with the requirements of national economy, medicine, veterinary, in particular. The role of Zoologichesky Zhurnal in its elucidation of the manifold work of the zoologists aimed to direct their research works towards the solution of the most important problems and arising new tasks is characterized in the presented paper.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXVI 1957 ВЫП. 11

О ТЕОРИИ АРЕАЛА В СВЯЗИ С ЭКОЛОГИЕЙ И ПРОИСХОЖДЕНИЕМ ВИДОВЫХ ПОПУЛЯЦИЙ

К. В. АРНОЛЬДИ

Институт морфологии животных Академии наук СССР (Москва)

1. ВВЕДЕНИЕ

В современной литературе по теоретическим вопросам экологии и вопросам эволюционного учения особое внимание уделяется популяциям организмов, хотя конкретное количественное изучение самих популяций в большинстве случаев ограничивается рамками эксперимента. Большое количество обобщающих теоретических работ (главным образом зарубежных), особенно имеющих характер сводок или учебников, содержит очень широкие выводы и обобщения по проблемам структуры, изменчивости, эволюции вида, по процессам дивергенции видовых популяций. Для современной зарубежной литературы характерно также обилие генетических и математических разработок этих сторон формообразования, или «микроэволюции». Основой построения гипотез, теоретических разработок и обобщений служат как предпосылки классического дарвинизма — естественный отбор и переживание наиболее приспособленного, так и представления современной генетики, особенно популяционной генетики. При подходе к конкретному материалу с определенных теоретических позиций авторам приходится пользоваться обычно в большей или меньшей мере гипотетическими представлениями и обобщенными схемами, нередко построенными на основании далеких аналогий и экстраполяций. Конкретный материал зачастую трактуется так, как это должно быть согласно принятым теоретическим предпосылкам и схемам.

Разумеется, нельзя работать чисто эмпирически: создание гипотез и теорий — это одно из условий движения науки вперед. Следует отметить, однако, что нередко в результате бесчисленных повторений теоретических построений и гипотетических схем эти построения и схемы приобретают права гражданства, входят в обиход биологов, и они начинают верить, что именно так и есть в живой природе, хотя новых фактических оснований для подтверждения данной гипотезы и не добыто.

Мне кажется, что в современной экологии, в целом бурно и плодотворно развивающейся, можно найти немало примеров, подтверждающих в той или иной мере справедливость высказанного выше мнения. Укажу, например, такие кардинальные моменты эколого-популяционного характера современной теории видообразования (см. J. Huxley, The New Systematics, 1940; Evolution as a Pracess, 1954, и генетико-математическую литературу), как вопрос об эволюционном значении различных популяций вида или о закономерностях структуры вида и распределения особей в пределах видового ареала и т. п. Как для современного систематика, так и для эколога в широком смысле конкретные популяции вида находятся в центре внимания в качестве основных, действительных или пока лишь перспективных (в менее изученных группах) объектов исследования (см., например Майр, 1947).

Учение о популяциях[1], красной нитью проходящее в современной литературе по теоретической систематике и экологии, тем более завоевывает признание, что конкретные популяции признаются теперь многими за элементарные формы существования вида (Гиляров, 1954; Наумов, 1955; близкие высказывания находим и у зарубежных авторов, например, у W. C. Allee a. oth., 1950). Генетические и физиологические исследования обосновывают это: каждая индивидуальная популяция в какой-то мере генетически, физиологически и экологически специфична.

Итак, в отношении первичных моментов эволюции, т. е. с точки зрения теоретической систематики, а также экологии приобретают важнейшее значение вопросы биологии популяций. Сюда относятся внутрипопуляционные взаимоотношения особей и отношения их со средой, межпопуляционные взаимоотношения, степень и возможность контакта между отдельными локальными популяциями и характер их распределения внутри видового ареала. Важнейшим моментом биологии популяции является взаимодействие популяций различных видов, развивающихся в конкретных биоценозах, обусловленных совместным обитанием в данных биотопах и взаимосвязанных с последними. Это проблема широко освещается в современной экологической литературе (W. C. Allee a. oth., 1950; W. Tischler, 1955); самобытным и глубоким обобщением этого вопроса в советской литературе является учение о биогеоценозе В. Н. Сукачева.

Экологи построили известные и широкие схемы структуры и распределения видов по территории их ареалов, исходя из некоторых эмпирических данных и определенных теоретических предпосылок, о которых будет речь ниже. Возникает естественный вопрос, насколько обоснованы фактически наши современные общие представления на эту тему, имеющие, как мы видели выше, прямое отношение к основным вопросам эволюционной теории. Из ряда затронутых выше проблем экологии и теоретической систематики остановимся лишь на одной — о характере распределения животных внутри ареала в связи с экологическими (ценологическими) и историческими моментами строения самого ареала.

Как это ни кажется парадоксальным (если иметь в виду кардинальное эволюционное значение проблемы), отнюдь нельзя сказать, что наука располагает избытком сведений в этой области. Еще 20 лет назад наш хорошо эрудированный биолог В. Г. Гептнер (1936) имел полное основание написать: «Вопрос о распространении вида внутри ареала представляет большой интерес, но почти не затронут исследованиями».

За прошедший срок известное накопление фактического материала, без сомнения, имело место, однако, как свидетельствует современная литература (Майр, 1947; Наумов, 1955; W. C. Allee a. oth., 1950) и наш собственный опыт, и поныне точное знание как популяционного строения, так и действительной картины распределения какого-либо естественного вида на более или менее обширной территории, остается еще недостигнутым идеалом. Разумеется, различные животные в этом отношении по-разному изучены; лучше других — птицы и млекопитающие. По беспозвоночным, в частности по насекомым, несколько бо́льшая полнота сведений имеется только в отношении 10—15 видов большого экономического или медицинского значения. Но и эти сведения еще очень далеки от необходимой полноты и глубины, требуемых для обоснования теории.

Наиболее точные фактические данные получены по экспериментальным популяциям животных в условиях опытного разведения, причем опыты ставились как с популяциями одного вида, так и с двумя или тре-

[1] Термин «популяция» применяется в довольно различном понимании. Не пытаясь разбирать здесь этот вопрос, отмечу лишь два наиболее распространенных понятия: 1) популяция отдельная, или локальная, — совокупность особей определенной местности, в той или иной мере изолированная от соседних популяций и, как добавляется часто теперь (Майр, 1947), составляющая отдельную, потенциально скрещивающуюся единицу); 2) популяция видовая, или «видовое население», — совокупность всех популяций и особей вида.

мя при совместном разведении. При всей ценности и значении этих экспериментов, приведших, в частности, к представлениям о своеобразии процессов динамики численности и изменчивости, зависящих и не зависящих от плотности или численности особей в популяциях (см., например, W. R. Thompson, 1939) или о закономерных соотношениях хищников и их жертв, перенос этих данных в естественную сложную и противоречивую природную обстановку возможен, как правило, лишь в весьма ограниченных пределах, а широкие экстраполяции и обобщения чреваты неприемлемым искажением действительных природных отношений.

Несколько лучше выяснены некоторые важные детали фактического распределения особей и структуры популяции немногих видов беспозвоночных на небольших площадях. Упомяну интересные работы Дивера (C. Diver, 1936, 1940), Коля (C. Cole La Mont, 1946), а также ряд работ по общественным насекомым (A. E. Emerson, 1939; W. Pickles, 1935, 1940). Особенно следует отметить попытки некоторых исследователей, например Коля и Эмерсона, изучить местные популяции видов как членов определенных сообществ, т. е. в их отношениях с популяциями других видов. К хорошо изученным в смысле пространственных и генетико-систематических отношений локальных популяций принадлежит в результате многолетних работ Крэмптона (H. E. Crampton, 1932) моллюск тихоокеанских островов Partula.

В целом же вряд ли можно сомневаться, что приведенные материалы — лишь первые шаги в необходимом направлении и существование этих работ не идет вразрез с данной выше общей пессимистической оценкой состояния наших знаний по одному из важнейших вопросов экологии и формообразования.

Каковы же современные представления о видовом ареале и распределении особей внутри него?

Если обратиться к современной литературе по проблемам эволюции, по экологическим проблемам, а также к более общим сочинениям по зоогеографии, то в общей форме ответить на заданный вопрос не так трудно.

Ареал вида рассматривается как существенная биологическая характеристика вида. Любой природный ареал животного есть производное исторического развития видового населения как целого, в определенных географических рамках, в зависимости от важнейших биологических особенностей вида, как-то: способности использования жизненных ресурсов и обстановки данной территории (т. е. степени еврибионтности), степени жизнеспособности или энергии размножения и степени выживания, способности к физиологической и морфологической дифференцировке, т. е. к образованию адаптивных изменений или локальных форм.

Становление и оформление ареала, бесспорно, отражает непосредственно видовую эволюцию вообще, приводящую к определенной структурно-популяционной картине вида. Современная экология показывает, что структурные особенности вида стоят в прямой связи с такими же особенностями других видов, поскольку развитие любых популяций вида, как правило, взаимосвязано и зависит от популяций других видов тех же жизненных арен или биотопов.

2. ОБ ОСНОВАХ И ПРЕДПОСЫЛКАХ ТЕОРИИ АРЕАЛА

Одно из наиболее современных определений ареала заключается в следующих высказываниях американских экологов Олли, Эмерсона, О. Парка, Т. Парка и Шмидта (цит. по W. C. Allee a. oth., 1950): «Ареал экологической единицы[2] есть практическое выражение распределения экологических ниш, где она может существовать, и ее способности этих ниш достичь. Ареал представляет конкретную проверку («испытание») экологической валентности и вагильности».

[2] Под экологической единицей здесь нужно понимать видовое население. — *К. А.*

Попытаемся в общих чертах охарактеризовать ряд наиболее существенных черт современной теории ареала.

На основе теории дивергентного происхождения видов принимается, что каждый вид возник в определенной и первоначально узко ограниченной области. Следовательно, ареал вида постепенно расширяется из какого-то первичного центра. Общеизвестно далее, что вид должен быть приспособлен к неорганической и органической среде области своего существования; эта приспособленность и ее рамки должны, очевидно, прежде всего определять видовой ареал.

В биологии широко принята дарвинистическая идея об общей тенденции видов к безграничному воспроизведению особей, что, в свою очередь, выражается идеей «давления живого вещества», или «давления вида», на окружающую среду. Как известно, в четкой форме это выражено в учении Чепмена (R. Chapman, 1928) о биотическом потенциале и сопротивлении среды, широко развиваемом в зарубежной экологии, в частности и по отношению к плотности видового населения (см., например. W. R. Thompson, 1939). Вряд ли можно сомневаться, что э т и и д е и в той или иной мере л е ж а т т а к ж е и в к о р н е о б ы ч н ы х с о в р е м е н н ы х п р е д с т а в л е н и й о в и д о в о м а р е а л е и его строении вообще.

Одно из самых популярных обобщений в теории ареала — это представление о закономерных сменах условий, благоприятствующих жизни вида на территории ареала: в центральной части любого пространного ареала лежит область оптимума условий, на который популяции вида реагируют высокой и устойчивой численностью; дальше от центра находится зона средних условий при неустойчивой численности вида и на периферии ареала — зона пессимума, где вид редок и спорадичен. Таким образом, на границе ареала вид, как иногда говорят (ср., например, Гептнер, 1936), постепенно сходит на нет. Эта общепринятая схема в значительной мере базируется на материалах по изучению распространения и динамики численности экономически важных видов, главным образом вредных насекомых, характеризующихся вспышками массовых размножений. Районирование ареала вредителя по зонам вредности, т. е. численности (заметим, видов весьма подвижных, прогрессивных, еврибионтных или резко стимулированных новыми для них условиями жизни), вошло в обиход науки и практики со времени Кука (W. Cook, 1929) и Цвельфера (W. Zwölfer, 1930) и в советской литературе широко использовано (см., например, работы по луговому и кукурузному мотылькам).

Параллельно с учением о зонах благоприятствования обычно развиваются представления относительно характера распределения особей вида по территории ареала. В силу наибольшего благоприятствования условий среды требованиям вида в центральной части ареала, популяции вида занимают здесь многие местообитания, вид евритопен; по мере перехода к пессимуму на периферии ареала популяции вида могут существовать лишь в немногих местообитаниях, вид делается стенотопным, а распространение — спорадичным.

Таким образом, принимая во внимание центробежное репродуктивное давление вида, естественно сделать вывод, что вид занимает на территории ареала все местообитания, пригодные для его популяций. Хотя это представление не формулируется в виде четкого положения, но, несомненно, является широко распространенным. Обратная же картина, когда особи вида занимают не все места, где условия для них благоприятны, объясняется обычно тем, что различные препятствия и преграды ограничивают сплошное распространение (Гептнер, 1936).

Мы подходим теперь к весьма важному представлению о н а с ы щ е н н о с т и в и д о в о г о а р е а л а в его естественных границах особями вида, а также и о самой пространственной ограниченности ареала.

Мысль о причинной прерывистости распределения по ареалу именно

в связи с такой же прерывистостью пригодных биотопов многократно высказывалась авторами в форме абстрактных обобщений. Это представление, естественно, подразумевает и указанную насыщенность ареала, отсутствие «свободных ниш», определенную сбалансированность, уравновешенность особей и специфики среды данной территории. Эти понятия легко распространить на ареал в целом и его пространственную ограниченность в том смысле, что теоретически граница ареала будет лежать в тех районах пессимума, переходных к минимуму, где темп убыли особей в популяциях не компенсируется темпом рождения.

Таким образом, мы приходим к выводу, что вид как бы в результате центробежного давления на среду достиг в данный момент нашего анализа возможных пределов распространения и сдвиги этих пределов могут наступить лишь в результате новых изменений среды. Само положение ареала именно в данной географической области есть как бы специфическая реакция вида на данную географическую среду.

Рассматривая изложенное в целом, мы видим стройную теорию видового ареала, базирующуюся, как мне кажется, на вышеперечисленных предпосылках и принципах, из которых, пожалуй, важнейший — отсутствие, в силу «давления», или напряженности, видового населения свободных ниш, незанятых мест на территории вида. Однако эти черты равновесия репродуктивного давления вида и ограничивающих сил среды, ведущие к заполненности и ограниченности видового пространства, придают этой теории явно статичный характер.

К сожалению, наука, как известно, не располагает крупными фактическими данными, которые могли бы прочно обосновать или опровергнуть рассматриваемую теорию. Сведения, используемые как фактический базис этой теории, сравнительно редко представляют строго проверенные научные факты. Напротив, очень часто пользуются различными косвенными данными, заключениями по аналогии, отрывочными и местными наблюдениями, нередко любительского, бытового или узко ограниченного производственного характера, которые лишь с большим трудом поддаются или вовсе не поддаются научной проверке. Такое положение с фактическим материалом неизбежно приводит к тому, что высказываемые положения и обобщения остаются нередко лишь предположениями или рабочими гипотезами и по своей сущности глубоко дискуссионны.

Кроме того, специфика строения вида, возможностей и способов расселения и другие особенности биологии могут быть настолько велики в биологически сильно различных больших группах животных (например, у простейших, мелких почвенных беспозвоночных, позвоночных), что трудно рассчитывать на надежное обоснование единой теории ареала. С другой стороны, в пределах основных биологических групп любая обширная, экологически широко расчлененная систематическая группа, например насекомые, представляет достаточный материал для обоснования теории.

3. ПРИМЕРЫ РАСПРОСТРАНЕНИЯ НАСЕКОМЫХ

Рассмотрим ряд примеров распространения насекомых нашей энтомофауны, подобранных с целью показать большие фактические трудности широкого применения представленной выше общей схемы видового ареала. Эти примеры — в значительной степени результаты оригинальных наблюдений; насекомые в них объединены в три группы: 1) насекомые летающие или вообще хорошо подвижные, 2) нелетающие или малоподвижные и 3) реликтовые и редкие виды.

Первая группа

Муравей-бегунок (Cataglyphis cursor Fonsc.) — очень энергичный и подвижный хищник горно-степного азиатского происхождения, заселяет степь и южную лесостепь Европейской части СССР; это более или менее евритопный ксерофил, обычный на лёс-

совых черноземах, солонцах, песках и меловых обнажениях и сохраняющий указанные эдафические связи по всему ареалу до северного рубежа; на южном пределе равнинной части ареала у берегов Черного моря к заселяемым местообитаниям прибавляются и относительно влажные, луговые.

Западный майский хрущ (Melolontha melolontha L.) имеет примерную восточную границу в районе стыка Курской и Воронежской областей и далее на юг по р. Донцу. К востоку от этой линии обитает лишь восточный хрущ (M. hippocastani F.). Вблизи границы ареала западный хрущ образует популяции, довольно большой численности, например в центральных и юго-восточных районах Курской области. На самой границе по р. Донцу, к юго-востоку от Харькова, хрущ в годы массовой численности оголяет придонецкие дубравы, обитая здесь совместно с восточным хрущом. Насколько известно, движения вида в этих районах на восток не наблюдается, несмотря на отсутствие непреодолимых барьеров для заселения байрачных лесов восточнее Донца таким подвижным и обладающим хорошими возможностями расселения видом. Отметим высокую численность популяции и способность к массовому появлению на самой границе огромного ареала.

Вредная черепашка (Eurygaster integriceps Put.) имеет северную границу в Европейской части Союза по линии примерно от юго-западной лесостепи на северо-восток. Эта европейская часть ареала рассматривается как вторичная, новая, возникшая в результате создания человеком благоприятных условий жизни в обстановке сплошного зернового хозяйства (Арнольди, 1947). Окраинные популяции клопов, например в Харьковской и Воронежской областях, также способны включаться в периодические массовые размножения; поступательное движение на север в последние десятилетия не было четко зарегистрировано, хотя в самые последние годы оно, по-видимому, имело место в связи с благоприятными для клопа особенностями массовой уборки хлебов.

Весьма активная и подвижная, широко распространенная мезофильная жужелица Carabus cancellatus Ill. в области среднего и нижнего течения Донца обитает в пойменных и, частично, в байрачных дубравах, достигая, по-видимому, устья Донца. Полуизолированный южный очаг локализован в дубравах Донецкого Кряжа (Медведев, 1950а); особая форма живет оторванно в Крымских лесах. В лесах Донецкой поймы популяции вида местами имеют значительную численность, а на отдельных речных островах мы наблюдали жужелицу даже в массовых количествах (пополнение узколокальных популяций островов может происходить во время паводка). В байрачных дубравах вид крайне спорадичен и известен из немногих точек по среднему течению Донца. Разительное исключение представляет дубрава «Дедов лес» (Нижнекундрюческий лесхоз) в низовьях реки, где вид оказался довольно многочисленным. Возможно, что колонизация произошла через пойму реки и систему прилежащих балок. В верхней части течения Донца C. cancellatus — весьма обычный вид с довольно высокой численностью, но он отсутствует, как ни странно, почти нацело в дубравах юга Курской и Белгородской областей. Пример интересен в том отношении, что при большой подвижности (однако не летает!), значительной еврибионтности и большом ареале вид проявляет, как видим, резко спорадическое распространение.

Вторая группа

Муравей (Cardiocondyla stambuloffi For.) — степной галофильный вид понтийско-туранского происхождения, изучен на причерноморских песках и солончаках в форме двух экотипов: песчаного и солончакового (Arnoldi, 1926). Несмотря на то, что имеются крылатые самки, возможности расселения муравья значительно понижены вследствие отсутствия брачного лёта, так как самцы бескрылы (эргатоморфны), не покидают гнезда, и оплодотворение пришедших из других гнезд самок происходит в гнезде самца. По всему обширному степному ареалу вид галобионтен, но на Черноморском побережье — в Болгарии (A. Forel, 1892), в Восточном Крыму и на Северо-западном Кавказе, т. е. на южной границе ареала, в очевидной зоне оптимума, судя по многочисленности гнезд и особей, муравей более политопен, заселяя, кроме солончаков, приморские пески и даже отдельные лёссовые участки. Тщательное исследование распределения вида по пескам и солончакам побережья между Анапой и Благовещенкой, а также на Керченском п-ове показало очень пестрое и прихотливое заселение песчаным экотипом отдельных островков бугристых песков, полностью или частично разделенных участками солончаков: ряд песчаных островов и бугров оказался незаселенным, тогда как соседние, совершенно такие же песчаные участки густо заселены. На солончаках поселения солончакового экотипа распределены более равномерно, но и здесь отдельные солончаковые пятна лишены муравьев Cardiocondyla.

Близкий по своей биологии и поведению средиземноморско-туранский ксерофильный вид C. elegans Em. обнаруживает весьма своеобразный выбор биотопов в разных частях ареала. В восточных причерноморских районах степи и Кавказского побережья муравей обитает на твердых лёссовых почвах и избегает песков. На Таманском п-ове и на Кубани C. elegans распространен весьма спорадично: довольно густые поселения на отдельных твердых лёссовых участках, особенно на курганах, поросших прутняком, сильно разобщены и обычно изолированы незаселенным пространством обработанных земель, песков или солонцов; при этом многие тождественные по растительности участ-

ки не заселены. В низовьях Дона распространение имеет тот же характер, хотя вид встречается гораздо реже и привязан к наиболее сухим лёссовым местообитаниям. Но в самом северном участке ареала, по среднему течению Донца, вид, представленный здесь весьма близкой расой C. elegans schkaffi K. Arn., еще более резко стенобионтен, поселяясь исключительно на песчаных дюнах надлуговой террасы Донца. Здесь поселения муравья также резко разобщены и спорадичны: относительно плотно заселенные группы дюн чередуются с совсем незаселенными. В восточной, прикаспийской части ареала (Сталинград, Ергени, Маныч, низовья Терека) муравей столь же прочно связан с песками, но заселяются, однако, несколько типов песков, наблюдаются отдельные массовые поселения; при сравнительно более равномерном распределении и здесь вид найден далеко не на всех обследованных песках. C. stambuloffi в этих районах обитает только на солончаках. Виды Cardiocondyla представляют пример сложных соотношений различных по экологии и генезису популяций.

Степные виды бескрылых чернотелок также дают ряд весьма интересных картин поведения видов на периферии ареалов и своеобразия стациального распределения.

Pimelia subglobosa Pall: — типичный понтийский степняк, в подзонах ковыльно-типчаковой и типчаково-ковыльной степи характерен для черноземов; на своей южной границе (проходящей, по-видимому, через зону оптимума, судя по численности популяций в Приазовье, Крыму и в районе Анапы эти чернотелки заселяют также легкие супесчаные почвы и даже — настоящие пески; плотность популяций здесь иногда очень значительна, как, например, в районе Казантипа на Керченском п-ове. На северном пределе ареала, совпадающем с северной границей степи, чернотелка обитает лишь на более прогреваемых почвах: песчаных и меловых (Конаков и Онисимова, 1931; Арнольди, 1940, 1956). При этом отдельные заселенные жуком участки изолированы, как, например, меловые бугры или обнажения на правобережьях рек Айдара и Деркула, текущих в Донец. На среднем течении Донца распределение P. subglobosa по отдельным массивам песков также очень спорадично и имеет явно очаговый характер; такой очаг с популяцией большой плотности был обнаружен, например, на лисичанских песках. Южнее по Донцу вид встречается на песках более равномерно, но в сравнительно небольшой численности; здесь чернотелка живет и на черноземах. В Прикаспии вновь усиливается связь вида с песками.

Tentyria nomas Pall. — «бахчевая чернотелка», характеризуется казахско-степным ареалом и принадлежит также к типичнейшим представителям степной фауны. Как и предыдущий вид, на северной границе степи обитает на легких почвах: песках и, отчасти, мелах, в центральных и южных районах степи часто многочисленна (хотя Б. В. Добровольский, 1951, считает вид на Северном Кавказе и Дону довольно редким, что объяснимо, по-видимому, редкостью T. nomas на пахотных землях) и характерна для черноземов.

На северо-западной границе ареала, в районе среднего течения р. Донца, вид стенотопен, более или менее спорадичен и приурочен, как и ряд других насекомых того же фаунистического типа, вроде долгоносиков Pseudocleonus marginicollis Fahr. и Cleonus achates Fahr., к дюнам и пескам надлуговой террасы рек. Отдельные поселения чернотелок разобщены незаселенными песками: возможно некоторое современное расселение и соединение оторванных популяций в связи с изменением биотопов человеком. Южнее, в районе устья р. Оскол поселения вида более сплошные и местами, как, например, у Святогорска — массовые. В этом районе на мелах многочисленна другая — «меловая» форма (раса) и в целом отмечается (Арнольди, 1941) сложная картина генетически и экологически различных и значительно дивергировавших популяций вида. В восточных районах степи господствует песчаный тип популяций, по-видимому, казахского происхождения, хотя локально и очень изолированно (например, у Саратова) существуют и популяции или экотипы меловой расы.

Весьма пеструю картину резко очаговых типов распространения в степи дают и другие ксерофильные чернотелки, особенно из рода Anatolica (Арнольди, 1940). Замечательно, что три псаммобионтных вида этого рода (A. eremita Stev., A. abbreviata Gebl. и A. angustata Stev.) способны на северных границах ареалов давать разобщенные очаги большой численности, отличающиеся, по-видимому, и бо́льшим постоянством во времени. Таковы, например, густо заселенный очаг A abbreviata на песках выше устья р. Оскол или обширный по площади очаг A. angustata в Кундрюческом песчаном массиве.

Северной границей поселений A. eremita, также довольно массовых, по наблюдениям Л. В. Арнольди, служит перерыв песков близ г. Изюма: несколько километров поймы и леса — непреодолимое препятствие для стенобионтного ксерофила. Участки песков отсюда на юго-восток заселены спорадично, иногда — весьма плотно, однако на нижнем течении Донца вид почти не встречается.

Мезофильный и тенелюбивый муравей Stenamma ucrainicum K. Arn., хотя и имеет крылатых половых особей, но отличается особенно резкой стенобионтностью. Он приурочен к наиболее хорошо сохранившимся нагорным дубравам украинской лесостепи и местами, как, например, по среднему течению Донца, образует относительно густые поселения. В простирающихся к юго-востоку степях вид становится особенно резко спорадичным, обитая лишь в некоторых изолированных байрачных дубравах. Так, в районе р. Деркул муравей обитает примерно в половине исследованных дубрав, тогда как в районе Каменска, в 100 *км* на юго-восток, лишь очень изолированно — в дубраве «Грачевая балка», где, однако, популяция довольно многочисленна.

Третья группа

Очень показателен ряд примеров, когда весьма узко или локально распространенные виды представлены в немногих пунктах своего ареала популяциями значительной, в некоторых случаях — огромной численности. Это относится как к видам, имеющим в целом пространные ареалы, так и узким эндемикам.

Гидрофильный третичный реликт — клоп Bothynotus pilosus Boh. (Miridae), известный как большая редкость из немногих далеко разобщенных точек СССР (Кириченко, 1951), в районе Каменска на Донце имеет на пойменных островах значительную и устойчивую численно и локально популяцию (годы наблюдения 1950—1955). Другой клоп того же семейства — Opisthotaenia fulvipes Scop., реликт восточно-средиземноморского происхождения (Кириченко, 1953; L. Hoberlandt, 1955), также считающийся большой редкостью и известный в степи из трех разобщенных пунктов, образует очень изолированные локальные популяции значительной численности на меловых холмах в верховьях р. Оскол (развивается на Onosma simplicissimum, что было установлено нами и в Святогорском меловом сосняке); в смежных, сравнительно хорошо изученных районах меловых обнажений вид не обнаружен, хотя и там обильно произрастает кормовое растение клопа.

Меловой подвид восточно-средиземноморского скосаря Otiorrhynchus asphaltinus creticola L. Arn. (in litt.), обитающий на меловых обнажениях степи и юга лесостепи, имеет спорадическое распространение, так как заселенные скосарем меловые участки перемежаются с не занятыми им; некоторые изолированные популяции, как, например, в районе Волошина и Рогалика на западе Каменской области, достигают высокой численности.

Степной листоед Coptocephala apicalis Gebl., также принадлежащий к редким насекомым, представлен на тех же меловых обнажениях очень локализованными популяциями подлинно массовой численности (развивается на Pimpinella titanophila; Арнольди, 1956). Другой известный участок значительной численности расположен в предгорьях Восточного Крыма.

Муравей Liometopum microcephalum Panz., имеющий довольно узкий кавказско-балканский ареал, но обладающий, вообще говоря, хорошими возможностями расселения (крылатые хорошо летают), был обнаружен М. Д. Рузским (1905) в Чепурниках, юго-западнее, нынешнего Сталинграда, на старых дубах в виде весьма многочисленной и географически далеко изолированной колонии. В 1931 г. я также наблюдал обширную колонию этого муравья более чем на 20 дубах в той же местности. В 1952 г. муравей мне был доставлен оттуда же снова работниками по степному лесоразведению. Перед нами замечательный пример существования сильно изолированной колонии вида, представленной численной популяцией, не вымирающей, но и не расширяющей своего локального ареала.

Из эндемиков с крайне ограниченными ареалами отмечу слоника Eusomus mirabilis Pen. Этот вид распространен на нескольких невысоких и небольших по площади хребтах и вершинах северо-западной оконечности Кавказского хребта. Слоник образует на луговых и лугово-степных участках местами популяции огромной численности и весьма обычен в личиночной стадии в почвенных пробах (Гиляров и Арнольди, 1957). Распространение вида, однако, резко спорадично, так как отдельные лугостепные вершины или участки (как, например, гора Шезе, восточные склоны горы Тхаб, гора Собер-Оаш) не заселены вовсе.

Реликтовый ареал слоника Agroptochus, sp. n., ближайшие родичи которого обитают на Крымской яйле и в горах Юго-Восточной Европы, занимает лишь несколько смежных районов Курской и Воронежской областей. В основном вид связан с изолированными меловыми буграми, характеризующимися реликтовой растительностью (Daphne Julia и др.), причем на некоторых из них слоник обычен. Этот вид, очевидно, имел возможность несколько расселиться из первоначальных биотопов и вошел местами и спорадически в состав немногих луго-степных биоценозов (Стрелецкая и Казацкая степи).

Приведенные примеры характеризуют несколько весьма различных типов распространения биологически различных видов. Здесь были виды с широкими ареалами и хорошо подвижные, несомненно, прогрессивные и процветающие в настоящее время, такие, как муравей Cataglyphis cursor, жужелица Carabus cancellatus или клоп — вредная черепашка; виды с более или менее широкими ареалами и также обладающие популяциями высокой численности, но относительно мало вагильные, не способные к большим перемещениям, как, например, чернотелка Tentyria nomas или муравьи Cardiocondyla: виды тоже с большими ареалами, но представляющие, очевидно, пережитки минувших эпох, не способные ныне к образованию высоких численностей и сохраняющиеся в виде далеко разобщенных и, вероятно, постепенно угасающих популяций, например, клоп Bothynotus pilosus и, по-видимому, муравей Liometopum microcephalum. Наконец, виды эндемичные, узкореальные: одни обладают популяциями

высокой численности и, очевидно, процветают ныне на немногих биотипах своих малых ареалов (неоэндемики), например Eusomus mirabilis, другие принадлежат к явным реликтам палеоэндемического типа (сюда, очевидно, относится слоник Argoptochus).

4. ОБСУЖДЕНИЕ ПРИВЕДЕННЫХ МАТЕРИАЛОВ

Анализ ареалов и характера распределения популяций видов, приведенных в качестве примеров, показывает, что лишь некоторые из них, а именно наиболее подвижные, прогрессивные с большими ареалами, могут в той или иной степени удовлетворить экологической структурной схеме, требуемой теорией. Другие виды обнаруживают резкие отклонения в том или ином отношении, что видно непосредственно из данной выше характеристики их распространения и будет обсуждено ниже, после рассмотрения некоторых черт, характеризующих наши широкоареальные формы.

На примерах эврибионтных видов с хорошей вагильностью и широкими ареалами, которые и служат обычно материалом для выведения общих закономерностей распределения, относительно проще искать пространственное определение самого ареала и его границ. Нередко в таких случаях границы ареала удовлетворительно сопоставляются с климатическими границами или вообще ландшафтными и зональными рубежами естественно-исторических зон. Границами такого типа можно считать, например, северную границу вредной черепашки, восточную — западного майского хруща, южную — жужелицы Carabus cancellatus.

Несомненно, однако, что даже относительно очень хорошо подвижные и широко распространенные насекомые далеко не всегда дают примеры зонально-климатического ограничения ареала. Так, например, из 17 более известных видов Carabus степи и лесостепи Европейской части СССР, только семь-восемь видов обладают относительно более ясными границами такого типа (южными у C. cancellatus Ill., C. glabratus Payk., южной и северной у C. marginalis F., северными у C. errans F.-W., C. scabriusculus Ol., C. campestris F.-W.) Но и в этом случае отдельные климатические или зональные границы намечаются весьма условно, как видно из описания распространения в лесостепной и степной зонах первого из названных видов (см. стр. 1614): для ареала характерны на юге обширные вторжения вглубь степной зоны по большим рекам и отдельные оторванные «острова». Это, безусловно, говорит о сложной истории и прошлых движениях видового населения, лишь частично отмечаемых современным климатическим и ландшафтным расчленением территории.

Для ряда других видов Carabus, как, например, C. stsheglovi Mannh., C. estreicheri F.-W., поиски ландшафтно-климатических границ весьма проблематичны, и обнаруживаются лишь в связи с определенными типами ландшафта на какой-то, подчас весьма своеобразной по очертаниям территории. C. stsheglovi в лесных биотопах восточной части лесостепной зоны от Татарской и Башкирской АССР через центрально-черноземные области достигает на юго-запад среднего течения р. Донца и Донбасса. Общее в обитании жужелицы в этой области распространения — широколиственный лес с серыми лесными и черноземными почвами, ареал же в целом не может быть ограничен ландшафтными и климатическими факторами.

Но и характер распределения популяций внутри ареала широко распространенных видов, как видно из анализа распространения того же C. cancellatus, представляет сложную картину большого развития отдельных локальных популяций и наличия в то же время крупных пробелов — больших по площади незаселенных мест с самыми различными, обычно хорошо используемыми видом условиями.

Анализ наших примеров малоподвижных насекомых, особенно стенобионтных, обладающих малой вагильностью, реликтовых или с узкими

ареалами, подчеркивает большую трудность поисков ландшафтно-климатического ограничения видов и сколько-нибудь «сплошного» распределения внутри ареала. В этих случаях нередко бросается в глаза особая спорадичность, разорванность распространения, обилие незанятых биотопов, по всей очевидности, вполне пригодных для заселения, а также своеобразие положения и очертания ареалов, оставляющее общее впечатление отсутствия закономерности и господства случайности в распространении.

Итак, факты показывают, что даже у насекомых, обладающих высокой жизнеспособностью, значительными возможностями расселения и широким распространением, конкретное строение ареала и его пространственное ограничение, по-видимому, не представляют простого результата центробежного расселительного процесса в связи с градацией условий обитания. Вместе с тем, и характер распределения особей или популяций этих видов внутри ареала, «кружево ареала» не является, очевидно, зеркальным отражением распределения пригодных биотопов. Картина и в том и в другом отношении, надо думать, гораздо более сложна. Тем более это относится к видам малоподвижным, узкоареальным, реликтовым и т. п., характер распространения которых в некоторых отношениях сильно отличен от видов первой группы.

Какие же основные факты идут вразрез или ограничивают применение общей теории ареала «статичного типа»? Таких фактов можно привести несколько.

Еще Дарвин («Происхождение видов») считал, что, хотя каждый вид приспособлен к климату своей родины, но степень приспособления видов к разным климатам, в которых они живут, часто преувеличивается. Это видно, в частности, по невозможности часто предсказать успех акклиматизации завезенного вида и по обратным фактам прекрасного существования на чужбине многих пришельцев. Общеизвестны многочисленные случаи массового размножения непреднамеренно интродуцированных видов; заслуживают большого внимания внутриареальные переселения и успешное освоение видами тех мест ареала, которые ранее не были заняты их популяциями или в которых эти популяции были слабы и малочисленны.

Вряд ли можно сомневаться в том, что наблюдаемые нами *конкретные экологические оптимумы видов имеют на самом деле частный, относительный характер*, так как правомочны лишь для данной территории и в данное время. Четкую позицию занимал в этом вопросе Д. Н. Кашкаров (1945), утверждая, что животное существует в данном ареале в силу исторических причин, а не в оптимальных условиях вообще, и может жить лучше в других районах: «...потенциальный ареал больше действительного». Кроме того, «экологический оптимум» как один из определяющих факторов ареала всегда должен пониматься в самом широком смысле и иметь в виду *ценологические отношения организмов*, ибо эти отношения так же определяют ареал, как и взаимодействие с неживой средой. В противном случае может оказаться, что животное принуждено избегать экологически оптимальных условий, чтобы оказаться в условиях «синэкологического оптимума» (Рубцов, 1937; Арнольди, 1947).

Итак, зона оптимума ареала вида — понятие относительное и, до известной степени — условное.

Согласно теоретической схеме структуры ареала, зона оптимума широко распространенных животных должна лежать в центральной части ареала. Как видно из рассмотренных примеров, часто это фактически не подтверждается. Так, например, обычны случаи прохождения границ ареалов в зоне оптимума в силу существования непреодолимых барьеров (Гептнер, 1936), как это наблюдается у ксерофильных насекомых, имеющих наиболее численные и распространенные более политопно популяции

в причерноморских степях: границей здесь служит берег моря. В некоторых приведенных случаях таких барьеров вовсе нет, однако высокая численность и политопность насекомого у фактически наблюдаемой ныне границы ареала заставляет считать местные условия оптимальными (западный майский хрущ, некоторые жужелицы, муравьи и т. п.).

Границы ареала вообще лежат в зоне пессимума (на грани с минимумом), что и обусловливает схождение вида на нет. Многие примеры показывают, что, хотя периферийные популяции и бывают обычно (но далеко не всегда: см. стр. 1613 — северная граница муравья-бегунка) спорадичными и стенотопными, более разобщенными, чем в других местах ареала, но численность этих островных популяций, особенно у малоподвижных насекомых, нередко наблюдается громадная. Эта весьма обычная картина периферийной зоны ареала у насекомых, и она плохо вяжется с теоретическими представлениями о закономерностях его структуры.

Как видим, особого внимания заслуживают отношения, которые складываются на периферии ареала. Эту часть ареала можно назвать периферийной зоной, если распределение особей или популяций имеет характерные черты пессимума, что, однако, как мы видели, бывает далеко не всегда.

5. ДИНАМИЧЕСКАЯ СТОРОНА ТЕОРИИ АРЕАЛА

Как ни мало еще в распоряжении науки точных знаний о реальных закономерностях, регулирующих жизнь видовых популяций в конкретных ареалах, приведенные нами небольшие примеры, которые легко могут быть увеличены каждым исследователем вопроса, заставляют относиться достаточно критически к статичной теории распространения организмов. Считая ее спорной в качестве общей и единой теории, следует, очевидно, искать более тесных границ применимости ее. В связи с этим, мне кажется, правомочна и попытка подхода к решению вопроса с несколько иных позиций.

В обобщениях распространения видов по территории необходимо учитывать, помимо биологической специфики больших групп животных (о чем говорилось выше), также и основной тип арены жизни или географического района, с которым связаны изучаемые виды. Для тропиков, как известно, характерны в общем стабильные в течение многих веков условия для живущих там видов, т. е. стабильный режим местообитания. Обычно и сами виды тропической и субтропической фаун отличаются древностью сравнительно с видами умеренных широт. Океанические острова характеризуются такими же чертами существования животных, хотя островные популяции, в силу их изоляции и характера изменчивости (особенно в малых популяциях), могут представлять и значительные своеобразия внутрипопуляционных процессов (F. S. Bodenheimer, 1938; Майр, 1947, и др.).

Совершенно иные отношения характеризуют Голарктику: резкие изменения земной поверхности (ландшафтов) и климата в плейстоцене и голоцене обусловили резкую изменчивость, контрастность условий жизни, сложную и противоречивую историю биотопов.

Возраст современных голарктических видов обычно нисходит к плиоцену (а иногда и ниже). По насекомым в этом отношении довольно много данных (см., например, C. Lindroth, 1945; Богачев, 1948); даже подвиды европейских птиц, по Д. Н. Кашкарову (1945), имеют по крайней мере плейстоценовый возраст. Следовательно, виды Северной и Средней Европы должны были так или иначе пережить очень крупные изменения арены жизни, связанные с ледниковым периодом и последующими голоценовыми сменами климатов и ландшафтов. Немногие животные смогли пережить невзгоды в местных рефугиях (см., например, К. Линдрот, l. с.), огромное же большинство видов мигрировало в южные, более или менее удален-

ные районы. Итак, наши животные северной половины Голарктики — это представители миграционных фаун, в отличие от южных областей и субтропической зоны, которые в плейстоцене и голоцене характеризовались несравненно более стабильными условиями жизни и во влажных субтропиках сохранили нередко характер биотопов, близкий к третичному.

Огромное значение ледниковых передвижений животных в становлении и развитии современных видов правильно оценил Рейниг (W. F. Reinig, 1937, 1938), хотя в истолковании наблюдаемых изменений в структуре видовых популяций он и был слишком односторонен. Ввиду универсального значения для характеристики развития видов Голарктики принадлежности их именно к миграционному типу фаун и принимая во внимание, что даже весь голоценовый отрезок истории вида очень мал по сравнению с его предшествующей историей, приходится в принципе каждый видовой ареал внетропической Евразии рассматривать с точки зрения его ледниковой истории и последующих миграций. Следует думать, что для большинства более или менее широко распространенных видов настоящий момент является лишь скоропроходящим этапом или фазой в определенном поступательном движении, идущем в общем направлении заселения территорий, утраченных в ледниковое время. Особенно это относится, по-видимому, к более северным областям Евразии с молодыми ландшафтами, в частности к лесной и таежной зонам. В то же время в степи и частично в лесостепи картина этого движения может быть осложнена в результате влияния последующих голоценовых климатических смен, особенно так называемого ксеротермического периода, следы которого хорошо выражены, как известно, в современном распространении ряда ксерофильных животных, из насекомых же, например, известных нам чернотелок, муравьев Cardiocondyla и многих других.

Движения ареалов различных видов растений и животных, по которым у зоогеографов и систематиков накоплен большой материал, во многих случаях зафиксированы в наше историческое время, а для наиболее известных в этом отношении видов установлена не только точная последовательность движения, но и средняя его скорость в год.

В. Г. Гептнер (1936) отмечает, например, что энергично расселяющийся на север и северо-восток с юго-запада заяц русак продвигается со скоростью 6 *км* в год. Несколько иные данные о типах естественного расселения находим у Шильдера (F. A. Schilder, 1952); заяц-русак продвигался по территории Европейской части СССР и Западной Сибири (за 100 лет наблюдений) со скоростью 18 *км* в год, хорек в Финляндии (за 60 лет) — по 4 *км*, Emberiza aureola из Сибири на запад (за 100 лет) — по 23 *км*. В этих случаях речь идет о естественном процессе продвижения ареала диких видов. К ним относятся и малоизученные движения некоторых насекомых, например, сибирского муравья Camponotus saxatilis Ruzs., в последнее десятилетие проникшего на правобережье Волги, такое же продвижение на Волгу некоторых сибирских жужелиц и т. п. Совсем иными и сравнительно огромными могут быть темпы расселения случайно или преднамеренно завезенных видов, например ряда насекомых-вредителей в США. Эти случаи, однако, принадлежат к совсем другой категории явления и здесь не рассматриваются.

Поскольку области переживания неблагоприятных условий европейского плейстоцена и начала голоцена были сосредоточены в защищенных местах горных районов средней Европы и в южной ее части, обратное движение видов имеет направление на север и северо-восток. Сибирские рефугиумы связаны главным образом с Алтаем и Приморьем, отчего расселительное движение имеет направление преимущественно на запад.

Таким образом, в области миграционных фаун вопрос о характере, направлении, темпах ледниковых и голоценовых миграций имеет перво-

степенное значение с точки зрения строения ареала вида, происхождения слагающих вид популяций и направления их изменений в географическом плане («географические популяции», Арнольди, 1941; Наумов, 1955).

Рассмотренные выше явления движения ареалов по своей сущности отличны от иногда довольно сходных внешне поступательных изменений границ ареалов в связи с изменением человеком условий жизни, физических или ценологических, в благоприятную для данного вида сторону. Так, например, обычны случаи продвижения в лесную зону более южных видов вслед за вырубкой лесов, обратные случаи внедрения в степь некоторых лесных видов в связи со степным лесоразведением, продвижение вредителей вслед за освоением под культуру новых земель и т. п. Оба процесса могут налагаться друг на друга, что наблюдается, очевидно, в распространении зайца-русака.

Поступательное перемещение границы ареала, наблюдаемое в очень короткий отрезок времени, может быть смешано в отдельных случаях с такими изменениями границ, которые носят название «пульсации ареала» (Гептнер, 1936; Наумов, 1955), имеют периодический характер и связаны, очевидно, с такими же колебаниями климата.

Наконец, всего ближе к процессам реэмиграционного характера будут такие поступательные передвижения границ ареалов, которые вызваны общим естественным изменением или смещением ландшафтов и зональных рубежей, а вместе с тем биотопов и ценологических комплексов в эволюционном смысле. Однако такие изменения происходят, несомненно, гораздо медленнее рассмотренных выше.

До сих пор мы не касались вопроса о сукцессиях биоценозов, хотя, несомненно, известная связь изменения ареалов видов с сукцессионными сменами имеет место.

Сукцессионная смена биотопов в результате изменения их физического и биологического режима вызывает, как известно, выпадение одних и включение других видов в биоценоз. Таким образом, освобождаются от популяций вида или занимаются ими отдельные участки «арены жизни». Однако эти весьма ограниченные во времени изменения, идущие, вообще говоря, до известного климактического предела, как правило, не затрагивают основ видовой структуры и ареала в целом. В особых случаях, однако, сукцессионные смены в состоянии изменить в какой-то степени ареал, а именно — в периферийной его части при разобщенных популяциях малоподвижных видов. Такая картина, по-видимому, наблюдается у чернотелок и муравьев Cardiocondyla на придонецких песках.

Сукцессии биоценозов песчаных дюн хорошо изучены американскими авторами (V. E. Shelford, 1907; R. N. Chapman a. oth., 1926 и т. д.). Сообщества донецких бугристых песков представляют гамму переходов от наиболее закрепленного типа с шелюгой, ракитником, псаммофильными многолетниками, особенно тимьянами, злаками и, наконец, сосной до почти голых песков котловин выдувания с песчаной осокой. Одним из факторов сукцессионных преобразований является ветер, в некоторые годы сильно развевающий пески, после чего снова наступает известная фаза зарастения; другой фактор — разбивание песков, разрушение растительного покрова интенсивным выпасом скота. Эти факторы, вызывающие определенные явления сукцессии, вероятно, довольно сильно воздействуют на популяции насекомых, населяющих эти биотопы.

Существование видов в форме очень разобщенных локальных популяций, по-видимому, представляющих в данном районе в той или иной мере фрагменты более широкого и более сплошного распространения, датируемого, как полагают, ксеротермической эпохой, приводит не только к сильному изменению плотности популяций в отдельных пятнах, но и к полному выпадению вида в некоторых случаях без последующего его восстановления. В силу этого очертания границ местных поселений таких мало способных к преодолению преград насекомых, как виды Anatolica, Leichenum

pictum F. и т. д., а вместе с тем и сами границы видовых ареалов в этих районах оказываются крайне причудливыми, а распределение поселений на территории песков — в значительной мере случайным.

Биологическая специфика существования и развития изолированных популяций теоретически довольно хорошо разработана. Колебания численности вида в замкнутых участках легко приводят то к насыщению биотопа и увеличению интенсивности конкуренции (см., например, Майр, 1947; W. C. Allee a. oth., 1950), то к обратному состоянию, когда биотопы оказываются ненасыщенными малыми по численности популяциями (F. S. Bodenheimer, 1938) и когда в жизни популяции резко преобладают процессы, не зависящие от плотности (W. Thompson, 1939), т. е. определяющее значение приобретают климатические и экоклиматические воздействия (B. P. Uvarov, 1931).

Песчаная арена в целом включает ограниченный и довольно однообразный, хотя и весьма специфичный комплекс условий жизни, а это вызывает, согласно принципу Тинемана — Крогеруса (R. Krogerus, 1932), бедный в отношении числа видов состав сообществ, в котором, однако, отдельные виды представлены обильными по численности популяциями.

Очень интересным моментом жизни донецких песчаных биоценозов является то обстоятельство, что указанное однообразие жизненных условий, по-видимому, ведет к возникновению острых конкурентных отношений между экологически близкими (эквивалентными, W. C. Allee a. oth.) псаммобионтными видами. Это обстоятельство выступает наиболее наглядно в отношении чернотелок. Все песчаные донецкие чернотелки в личиночной стадии — фитофаги, питающиеся корнями песчаных растений, а во взрослом состоянии — сочетающие питание растительным кормом и сапрофагию. На песчаных аренах (часто очень ограниченных), заселенных двумя-тремя видами чернотелок, популяции, как указано, могут достигать большой плотности, что имеет особое значение, принимая во внимание бедный разреженный растительный покров песков. Крайне вероятно, что коакция популяций двух или трех видов при таких условиях носит характер острого соревнования. Это становится очевидным при изучении деталей распределения популяций жуков на песках. Разные, но в общем близкие виды проявляют нечетко выраженную специфику требований в отношении условий, господствующих в песках: по наблюдениям С. И. Медведева (1950а), Anatolica eremita на Алешковских песках предпочитает, например, открытые участки, а A. abbreviata — более заросшие, или, по нашим наблюдениям, Tentyria nomas не покидает более заросших, иногда даже засаживаемых сосной массивов, а A. eremita не выносит затенения и задернения. Однако при более подробном изучении выяснилось, что эти отношения нередко оказываются нарушенными. Совместное существование популяций T. nomas и A. eremita было наиболее частым случаем, всегда, однако, господствовала то одна, то другая чернотелка: на отдельных хорошо заросших участках боровых песков Святогорского бора, где обычно обитает лишь T. nomas, обнаружены, однако, довольно плотные поселения A. eremita при отсутствии первого вида [пара более близкая, чем большинство примеров Дивера (C. Diver, 1940) в работах по близко родственным видам]. Совместное обитание двух видов Anatolica ни разу не наблюдалось на песчаных аренах; в низовьях р. Оскол обнаружено весьма плотное население A. abbreviata и небольшое количество Tentyria, причем огромная популяция первого вида заселила и более заросшие и открытые биотопы массива. Общее впечатление таково, что между наиболее близкими видами господствуют коакции антагонистического типа, которые в условиях разобщенных островных популяций определяют в большой степени картину реального распределения видов. Сходные отношения, по всей видимости, существуют между парой видов чернотелок из рода Gonocephalum (более еврибионтным G. pusillum F. и псаммобионтом G. pygmaeum Stev.). Вероятны такие же отношения меж-

ду двумя видами обычных на песках скакунов: Cicindela soluta Dej и C. sahlbergi F.-W., несмотря на их некоторую видовую экологическую специфику и хищный образ жизни.

Виды чернотелок в изученной периферийной части их ареалов, примерно совпадающей у нескольких видов, как следует из изложенного, как бы взаимно ограничивают друг друга в их фактическом распространении на границе ареалов, давая особый тип сопряженных границ, отличный от обычного конкурентного типа (Гептнер, 1936).

Хотя конкуренция «эквивалентных» видов вообще представляет главный биологический барьер распространения (W. C. Allee and oth., 1950), изученность явления весьма мала. Все же в литературе справедливо подчеркивается серьезное эволюционное значение именно конкурентной коакции близких видов в одном сообществе (A. C. Crombie, 1947).

Возвращаясь к движениям видовых населений в условиях миграционных фаун и оценивая приведенные материалы и заключения применительно к теории ареала, необходимо отметить ряд существенных моментов.

Во-первых, пределы распространения многих видов, допускаемые жизненной обстановкой и удовлетворением видовых требований, не достигнуты до сих пор движущимися видами.

Во-вторых, при поступательном движении видового населения трудно говорить о зоне оптимума в центре ареала и пессимума — на периферии; на прогрессивной, наступающей границе ареала животное существует, очевидно, не в виде слабых, с трудом поддерживающих свою численность популяций, а представлено наиболее жизнеспособными, энергично размножающимися, сильными популяциями, внедряющимися в новые и новые биотопы и биоценозы. Таким образом, именно эта часть ареала должна характеризоваться определенным популяционным «напряжением».

В-третьих, регрессивные движения ареалов в ледниковое время в р а з н ы е убежища и прогрессивные — из разных районов переживания в последующее время вызвали дифференциацию различных частей видового населения, выраженную в развитии географических популяций разного генезиса, специфичных по своим экологическим и морфо-физиологическим особенностям (например, песчаный и меловой экотипы или расы Tentyria nomas; Арнольди, 1941).

В-четвертых, голоценовые изменения климата и сдвигания ландшафтных зон усложняли реэмиграционные движения видов. В частности, ксеротермический период вызвал былую миграцию видов сухих степей и полупустынь на северо-запад, а вместе с тем и усиленное продвижение в том же направлении популяций видов из ледниковых убежищ на юго-востоке. Это обусловило весьма сложную картину соотношения на нашем степном и отчасти лесостепном юге генетически и экологически различных географических популяций, экотипов и рас, примеры которой были даны выше. Сложное и комплексное строение частей видового населения на этих территориях из экологически неравноценных форм требует дифференциального подхода к определению оптимума, пессимума и всех других связанных с этим черт строения ареала.

Наконец, в-пятых, как результат ледниковых и голоценовых передвижений нужно рассматривать и ареалы малоподвижных реликтовых и эндемичных видов, которые имеют, несомненно, в общем исторически обусловленные, но не поддающиеся принятой схематизации картины распространения.

6. СТАТИКА И ДИНАМИКА АРЕАЛОВ И ПОПУЛЯЦИЙ

Выше мы рассмотрели типы «динамических» ареалов, противопоставляемых «статичным» основаниям теории ареала.

Представление о статичности или динамичности ареала, несомненно, в большой степени условно и произвольно; строго говоря, нельзя пред-

ставить себе ни статичного видового населения, ни ареала, в рамках которого протекает жизнь этого населения. Динамика ареала в общем выражается как в поступательном его движении, так и во внутриареальных изменениях: движениях отдельных популяций в связи с местными и частными сукцессиями, динамике их численности, потере и занятии отдельных участков арены жизни — биотопов и внедрении в сообщество в результате изменения его биоценотического коннекса и т. п.

О статике ареала можно говорить лишь условно, подразумевая такой идеальный и в природе, по моему мнению, трудно реализуемый случай, когда внутреннее напряжение видового населения таково, что вид достиг всех возможных пределов, в которых он может существовать, а особи вида заняли все обеспечивающие их жизнь места в ареале: тогда устанавливается столь полная равновесная система со средой, что всякое движение и изменение возможно лишь при новом изменении среды. Мы говорили о динамичных ареалах, не только подчеркивая другую возможную точку зрения, но и в более узком и условном смысле, выдвигая на первый план их миграционные движения.

Возможно, что ареалы более статичного типа характеризуют тропики.

Возникает законный вопрос, есть ли в областях господства миграционных фаун ареалы статичные в том смысле, что границы их в данный момент стабильны в силу достижения возможных пределов существования, а распределение и численность популяций подчинены строгим закономерностям оптимума—пессимума?

Естественно, что чем более велика экологическая валентность или еврибионтность вида, его расселительные способности, вагильность и т. д., тем скорее можно ожидать такой картины распределения. Возможно, что некоторое количество наиболее прогрессивных, жизнеспособных животных действительно обладает в более или менее близком приближении этими свойствами и их видовые сильно напряженные населения наиболее тонко и полно уравновешены со средой.

Это может быть отнесено в той или иной мере к немногим насекомым — массовым вредителям, а также, по-видимому, к ряду позвоночных животных. В каждой группе животных, однако, такие виды представляют весьма небольшой процент; в отношении массовых и редких видов это подчеркивалось еще Дарвином. По отношению к наиболее еврибионтным, прогрессивным видам, нередко обладающим популяциями массовой численности, случаи достижения возможных (до зоны экологического минимума) границ ареалов, а также более сплошного и притом закономерного распределения популяций находят объяснение в энергии репродуктивного давления вида и в обусловленной им потребности к расселению.

Но как обстоит дело в этом отношении у видов другого типа, которых явное большинство?

Идеи о прогрессии размножения организмов и ограниченности ресурсов для существования и выживания вызвали представление о том, что расселение особей, наряду с размножением, есть основная функция видовой жизни (в нашей литературе см. Гиляров, 1954). Нет сомнения, что явления расселения особей весьма существенны не только с точки зрения структуры вида и популяции, но и для жизни отдельных особей. Способность и склонность к расселению — это одно из средств поддержания целостности вида, существующего в форме отдельных популяций. Расселение — одно из выражений давления локальных популяций и видового населения в целом на окружающую среду.

Однако ближайшее рассмотрение характера распределения особей и популяций по территории (беглые примеры которого были даны в 3-й главе) показывает, что в целом здесь господствует такой тип *крупно- и мелкопятнистого распределения*, который заставляет искать причин, препятствующих осуществлению принципа расселения. Большая неравномерность, пятнистость и даже спорадичность распростра-

нения крайне характерны для большинства беспозвоночных, например насекомых, а также амфибий и рептилий.

Каковы же силы, действующие в направлении, обратном расселению, и ограничивающие его?

В литературе мало точных фактических сведений как о расселительных процессах и их специфике, так и о факторах, ограничивающих расселение конкретных видов, в частности насекомых. Это вынуждает вести обсуждение вопроса в несколько более общей форме, ссылаясь, однако, на фактические данные из области главным образом энтомологии.

Рассмотрим такие частью взаимосвязанные явления, как тенденция к образованию групп, скоплений особей, принцип верности месту, консервативность вида и связанные с этим особенности популяционной динамики, ценологический аспект проблемы.

Склонность к образованию групп или скоплений особей внутри популяций характеризует многих насекомых (речь идет, конечно, не об общественных насекомых). Факты подобного рода наблюдатель встречает буквально на каждом шагу, однако специальных исследований по этому вопросу очень мало. Отмечу очень ценные данные Коля (C. Cole La Mont, 1946), показавшего, что групповое распределение в пределах биотопа характерно для многих групп беспозвоночных: локальная популяция разбита на бо́льшие или меньшие отдельные разобщенные группы особей, что представляет ее существенную структурную особенность.

Близкое отношение к изложенному имеет принцип верности месту («Ortstreue» немецких авторов) в связи с привязанностью особи к «домовым участкам» («Heimrevier», W. Tischler, 1955). Широко известно из повседневных наблюдений, что многие насекомые густо заселяют отдельные участки биотопов и отсутствуют на соседних участках. Особенно это бросается в глаза в отношении насекомых-фитофагов, когда одно кормовое растение густо населено, а такое же растение, стоящее рядом, совсем свободно. Большое значение в этом отношении имеет, очевидно, место выплода и развития личинок и «инстинкт дома», препятствующий расселению взрослых особей. Возврат особей в свой домовой участок подтверждается точными наблюдениями над относительно мало подвижными беспозвоночными (W. Tischler, 1955). Но даже такие прекрасные летуны, как крупные дневные бабочки, проявляют в общем удивительную привязанность к месту (Мазохин-Поршняков, 1954). Очевидно, здесь играет роль определенный психо-физиологический момент.

Насекомые-фитофаги (так же, очевидно, как и специализованные зоофаги) очень чутко реагируют на отличия в химизме растения, в результате чего воспитание на данном экземпляре растения, первоначальная привязанность к нему отдельных особей оказывается свойством целой, иногда большой группировки особей в местной популяции вида. Верность месту, выраженная склонностью к возврату в обстановку развития, вместе со склонностью к групповому образу жизни (некоторая аналогия со стадным образом жизни позвоночных) — весьма существенные факторы, которые препятствуют возможному расселению и ответственны в значительной мере за пятнистость распределения, не стоящую в связи с «пятнистостью» биотопов. Это — одна из важных основ распределения, по крайней мере, беспозвоночных.

Консерватизм в распространении вида, консервативность вида. Важной особенностью некоторых видов, влияющих на их структуру, характер распределения популяций и отражающейся отрицательным образом на расселительной их способности, является общий консерватизм, и в частности консерватизм в распространении этих видов. Эти особенности свойственны обычно видам, не находящимся в наше время в расцвете, и заключаются в малой вагильности и неспособности, в связи с ограниченным темпом размножения, «насыщать» территорию. При-

чины консерватизма видов трактуются обычно как внутренние: это физиологические свойства вида, связанные с его историей (Гептнер, 1936; Майр, 1947). Консервативные виды нередко характеризуются относительно стабильными локальными популяциями, разобщенность которых иногда переходит в резкую спорадичность. Однако это часто виды, отнюдь не вымирающие, но достаточно широко распространенные, с относительно устойчивой численностью и определенным положением популяций в биоценозах.

Очень многие виды в определенных районах ареала и в конкретных исторически сложившихся биоценозах приобретают определенный темп размножения, в среднем уравновешивающий убыль. Это приводит к господству определенного, более или менее плавного типа динамики численности (Северцов, 1951), когда расселительные возможности популяций оказываются сильно ограниченными в силу ослабления напряженности в самих популяциях и снижения их давления на периферию. В таких именно (по-видимому, очень частых случаях) возникает характерная крупнопятнистая структура видового населения, выражающаяся в обилии пригодных для жизни вида, но не заполненных ниш, и спорадичности распространения.

Хотя в данном разделе нами рассмотрены консервативные виды, однако общие положения, по моему мнению, применимы в той или иной мере для большинства видов, исключая наиболее массовые и прогрессивные.

Мы рассматриваем динамику численности вида в целом как исторически обусловленное свойство вида, а отдельные видовые популяции — как элементарные единицы и формы существования вида. Согласно Майру (1947), локальные популяции обязаны своим происхождением тому, что внешние и внутренние факторы ограничивают свободное расселение особей. К факторам второй группы следует отнести те фактические особенности ритма размножения или динамики численности, которые сложились у данной популяции в процессе ее развития в данном сообществе (или сообществах) на фоне соответственных закономерностей видового населения в целом. Эти свойства популяций представляют результат отбора в конкретных биотопах, отчего сами отбираемые популяции могут рассматриваться как потенциальные зачатки формообразовательного процесса (W. N. Thorpe, 1940, 1945).

Для нас сейчас очень важно, что локальные популяции, приобретшие ритм размножения в условиях соответственных биоценотических коннексов (W. Tischler), могут вообще не оказывать репродуктивного давления за пределами своих биотопов, не нарушать, несмотря на общность явлений расселения, пятнистости распределения и не заселять имеющиеся пригодные ниши. Расселение в результате воспроизведения одной парой особей в конечном итоге другой пары или даже нескольких особей имеет место в данном пятне, однако подходящие участки могут быть разобщены дальше обычных возможностей такого расселения.

Таким образом, *принцип прерывистости, пятнистости распределения не нарушается*, по нашему мнению, *у громадного числа видов присущим им свойством расселения*.

Как мы видим, прерывистость распространения внутри ареала прямо связана и с ценологическими факторами. Известно, что каждый вид находится в особых отношениях к среде и является в этом смысле целостным, хотя и дифференцированным в то же время на локальные популяции, расы, подвиды. Несмотря на эту специфичность в отношении среды, виды, как показывает наблюдение и эксперимент, обычно приспосабливаются к режимам весьма различных местообитаний. Это объясняется не только значительной в общем экологической валентностью многих видов, но и тем, что очень различные комбинации условий местообитания могут обеспечить необходимый минимум для существования («равнозначность

факторов среды» Рюбеля). Так называемая «эквивалентность местообитаний» (W. Tischler, 1955) — весьма важный фактор распространения видов — ведет к тому, что в силу разных причин биотопы и биоценозы могут быть ареной деятельности значительного набора видов более или менее близких экологически, причем в каждом данном случае выступает один из них («эквивалентные виды»). Явление «эквивалентности» видов и местообитаний представляет выражение целостности, или суммарного характера видовых адаптаций, развивавшихся в изменчивой, контрастной среде. Основных комбинаций жизненных условий или типов биотопов оказывается немного, видовое же разнообразие сравнительно с этим чрезвычайно велико. Отсюда только некоторые биотопы в пределах видовых ареалов заселяются особями данного вида, тогда как другие, столь же пригодные, — особями других видов. Это зависит в итоге от структурных особенностей развития биоценозов, где конкретные популяции разных видов взаимодействуют в общей системе всех биоценетических связей — в биоценотическом коннексе (W. Tischler, 1955; Беклемишев, 1956).

Литература

Арнольди К. В. 1926. Die ökologische und Familienvariabilität von Cardiocondyla stambulovi For., Zschr. Morph. Okol. d. Tiere, 26.—1940. О колебаниях численности популяций на границе ареалов в связи с особенностями распространения некоторых насекомых, Тезисы докл. II Экол. конф., Киев.—1941. К вопросу об экологической дивергенции видовых популяций: дивергенция у жуков Tentyria nomas Pall., Тр. ЗИН АН СССР, 6.— 1947. Вредная черепашка (Eurygaster integriceps) в дикой природе Средней Азии в связи с экологическими и биоценологическими моментами ее биологии, Сб. «Вредная черепашка», I, М.—1956. Очерк энтомофауны и характеристика энтомокомплексов лесной подстилки в районе Деркула, Тр. Ин-та леса АН СССР, 30.

Беклемишев В. Н., 1956. Возбудители болезней человека как члены биоценозов. Зоол. журн., т. XXXV, вып. 12.

Богачев А. В., 1948. Фауна Бинагадинских кировых пластов, Тр. естеств.-истор. музея, Баку, 1—2.

Гептнер В. Г., 1936. Общая зоогеография, М.—Л.

Гиляров М. С., 1945. Влияние способа расселения на ход онтогенеза насекомых, Журн. общ. биол., 6, № 1—1954. Вид, популяция, биоценоз. Зоол. журн., т. XXXIII, вып. 4.

Гиляров М. С. и Арнольди К. В., 1957. Почвенная фауна безлесных горных вершин Северо-западного Кавказа как показатель типа их почв, Зоол. журн., т. XXXVI, вып. 5.

Дарвин Ч., 1935. Происхождение видов, Сельхозгиз, М.—Л.

Добровольский Б. В., 1951. Вредные жуки, Ростов.

Кашкаров Д. Н., 1945. Основы экологии животных, Л.

Кириченко А. Н., 1951. Настоящие полужесткокрылые Европейской части СССР, Определители по фауне СССР, Л.—1953. Настоящие полужесткокрылые Hemiptera-Heteroptera, Животный мир СССР, 4.

Конаков Н. Н. и Онисимова З. Г., 1931. Опыт маршрутной характеристики степной южной половины Богучарского уезда Воронежской губ., Тр. Об-ва «Научная смена», I, Воронеж.

Кузнецов Б. А., 1950. Очерки зоогеографического районирования СССР, Изд. МОИП.

Мазохин-Поршняков Г. А., 1954. Основные приспособительные типы чешуекрылых, Зоол. журн., т. XXXIII, вып. 4.

Майр Г., 1947 (1944). Систематика и происхождение видов, Изд-во иностр. лит-ры, М.

Медведев С. И., 1950. Предварительное сообщение об изучении энтомофауны Провальской степи Ворошиловградской области, Тр. н.-иссл. ин-та биол. Харьк. ун-та, 14—15. — 1950а. Жесткокрылые — Coleoptera, Животный мир СССР, 3.

Наумов Н. П., 1955. Экология животных, М.

Рубцов И. А., 1937. О теоретическом обосновании районирования вредных насекомых и прогнозов их массовых размножений, Защита раст., 14.

Рузский М. Д., 1905. Муравьи России, Казань.

Северцов С. А., 1951. Проблемы экологии животных, Изд-во АН СССР, М.

Allee W. C., Emerson A. E., Park O., Park Th., Schmidt K. P., 1950. Principles of animal ecology, Philad. a. London.

Bodenheimer F. S., 1938. Problems of animal ecology, London.

Chapman R. N., 1928. The quantitative analysis of environmental factors, Ecol., 9.

Chapman R. N., Mickel C. E. Parker J. R., Miller D. E., Kelley E. G., 1926. Studies in the ecology of sand dune insects, Ecol., 7.
Cole La Mont C., 1946. A study of Cryptozoa of an Illinois Woodland, Ecol. Monogr., 16.
Cook W., 1929. A bioclimatic zonation for studying the economic distribution of injurious insects, Ecol., 10.
Crampton H. E., 1932. Studies on the variation, distribution and evolution of the genus Partula. The species inhabiting Moorea, Publ. Carn. Inst. Wash., 410.
Crombie A. C., 1947. Interspecific competition, J. Anim. Ecol., 16.
Diver C., 1936. The problems of closely-related species and the distribution of their populations, Proc. Roy. Soc., London, Ser. B., 121.—1940. The problem of closely related species living in the same area, The New Systematic.
Emerson A. E., 1939. Populations of social insects. Ecol. Monogr., 9.
Evolution as a process, 1954. Edited by J. Huxley, A. C. Hardy and E. B. Ford, London.
Forel A., 1892. Die Ameisen Bulgariens, Verh. zool.-bot. Ces., Wien, 42.
Hesse R., Allee W. C. a. Schmidt K. P., 1937. Ecological animal geography, N. Y. Hoberlandt L., 1955. Terrestrial Hemiptera—Heteroptera of Turkey, Sborn. entomol. odd. Nar. Mus., Suplem. 3, Praha.
Huxley J. S., 1940. Toward a new systematics, The New Systematics.
Krogerus R., 1932. Ökologie und Verbreitung der Arthropoden der Triebsandgebiete an
Lindroth C., 1945. Die Fennoskandischen Carabidae, Stockholm.
den Küsten Finnlands, Acta Zool. Fenn., 12.
Pickles W., 1935. Populations territory and interrelations of the ants Formica fusca, Acanthomyops niger and Myrmica scabrinodis at Garforth (Jorkshire), J. Anim. Ecol., 4.—1940. Fluctuations in the populations, weight, and biomasses of ants at Thornhill, Jorkshire from 1935—1939, Tr. Roy. Entomol. Soc., London, 90.
Reinig W. F., 1937. Die Holarktis, Jena—1938. Elimination und Selektion, G. Fischer, Jena.
Schilder F. A., 1952. Einführung in die Biotaxonomie, G. Fischer, Jena.
Shelford V. E., 1907. Preliminary notes on the distribution of the Tiger Beetles (Cicindela) and its relation to plant succession, Biol. Bull., 14.
Thompson W., 1939. Biological control and the theories of the interactions of populations, Parasitology, 31.
Thorpe W. N., 1940. Ecology and the future of systematics. The New Systematics, edit. by J. Huxley.
Thorpe W. N., 1945. The evolutionary significance of habitat selection, J. Anim. Ecol., 14.
Tischler W., 1955. Synökologie der Landtiere, G. Fischer, Stuttgart.
Uvarov B. P., 1931. Insects and climate, Trans. Entomol. Soc. London, 79.
Zwölfer W., 1930. Untersuchungen zur Epidemiologie der Getreidewanze Eurygaster integriceps Put., Zschr. angew. Entomol., 17.

ON THE THEORY OF THE AREAL IN CONNECTION WITH THE ECOLOCY AND ORIGIN OF POPULATIONS

K. V. ARNOLDI

Institute of Animal Morphology of the Academy of Sciences of the USSR

(Moscow)

Summary

Theory on the species areal, now widely distributed, has been adopted by ecologisis and workers in the branches of the evolution theory and theoretical taxonomy of animals. According to this theory, the areal structure is determined by the distribution peculiarities of the biotopes fit to the existence of a species and is correlated with the distribution regularities of the zones of propitiation within the areal, with the optimum being located in the centrum, and the pessimum — on the periphery of the areal. Reproductive pressure of a species produces the tension of specific population and the total occupation of suitable biotopes. Along with the optimum — pessimum rules it determines the areal as a whole and the distribution pattern of the populations on the territory.

In the author's opinion, this theory is based on the teaching of biotic potential and environmental resistance, as well as on the conception of a certain equilibrium of the intraspecific population and a given geographical environment.

In spite of the importance of this theory to the speciation problem, it is insufficiently proved, since our knowledge of the actual distribution of individuals and populations within the areal is still very poor. The author presents examples of the distribution of mass and rare insect species which do not agree with the theoretical scheme.

In the author's opinion, so great is the difference of animal species in their nature and origin that it is hardly possible to express a general theory of the areal. Even within the range of a large taxonomic group, distribution peculiarities and regularities may differ greatly depending upon the stage of evolution of a species, type of its population dynamics, dispersal ability of individuals, adaptive varibility and creation of local forms. Distribution and structural peculiarities of a species may be different in the areas with the dynamic history and drastic change of existence conditions of organisms compared with those with stable, long term existing physical regime.

Areals of many animals, in Holarctic and Eurasia in particular, differ greatly from those of tropical and island animals. Eurasia is characterized, in general, by Pliocene, more seldom by Pleistocene age of species. Assuming this, in the areas of migratory faunas of Eurasia each areal has to be regarded, in principle, from the standpoint of the specificity and history of the migrations of the species populations in the Pleistocene and Holocene. Many areals of animals both of great and of low mobility are up to now in the progressive development. The scheme of areal structure based on the zones of propitiation can not be applied to many animals of low mobility, to relic species as well as to many easily dispersing species. In these cases static conception of the areal has to be naturally replaced by dynamic one.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXVI 1957 ВЫП. 11

ТЕМПЕРАТУРНЫЕ АДАПТАЦИИ У ИНФУЗОРИЙ

I. ЗАВИСИМОСТЬ ТЕПЛОУСТОЙЧИВОСТИ PARAMAECIUM CAUDATUM ОТ ТЕМПЕРАТУРНЫХ УСЛОВИЙ СУЩЕСТВОВАНИЯ

Ю. И. ПОЛЯНСКИЙ (при участии А. Ф. ОРЛОВОЙ)

Лаборатория протистологии Института цитологии Академии наук СССР (Ленинград)

1. Вводные замечания и постановка вопроса

Среди многообразных факторов внешней среды температуру, по удачному выражению А. С. Серебровского (1915), можно назвать «неустранимым фактором». Она оказывает влияние на все без исключения стороны жизнедеятельности организмов на всех этапах онто- и филогенеза. Приспособления к температурному режиму среды обитания являются одной из ведущих сторон адаптивной эволюции и затрагивают разнообразные стороны морфологии и физиологии организмов. Адаптации к температурному режиму среды обитания носят самый различный характер и осуществляются на разных «уровнях» организации индивида (Александров, 1956; Ушаков, 1956 б). Температура непосредственно воздействует на живой субстрат — цитоплазму и ядро клеток. Эта сторона проблемы температурной адаптации изучена еще очень слабо. Наряду с этим имеют место разнообразнейшие формы физиологических приспособлений организма к температурному режиму, находящие свое выражение в отправлениях всех систем органов. К температурным адаптациям следует отнести также реакции поведения животного (например, отыскание экологической ниши с оптимальными температурами), изменения в жизненном цикле (переход от партеногенеза к амфимиксису, спячка). Наконец, в некоторых случаях приспособления к температурному режиму приобретают «надорганизменный» характер и осуществляются в результате ценотических связей в системе биоценоза.

Простейшие, в частности инфузории, представляют весьма удобный объект для одновременного изучения влияния температурного фактора на клетку и организм. Легкость их разведения при стабильных условиях среды, быстрота агамного размножения и возможность получения неограниченного количества материала, — все это делает инфузорий неоценимым объектом для изучения зависимости их жизнедеятельности от температурного, а также и от ряда других факторов среды.

В литературе имеется ряд работ по изучению зависимости различных сторон жизнедеятельности инфузорий от температурного фактора. Наиболее подробно изучалась зависимость от температуры темпа деления [Вудреф и Байтзель (L. Woodruff a. G. Baitsell, 1911), А. С. Серебровский, 1915; В. И. Олифан, 1935], темпа пульсации сократительной вакуоли [Сцабуневич (B. Szabuniewicz, 1929)], скорости образования и циклоза пищеварительных вакуолей (В. В Решетняк, 1952). Ряд исследований посвящен вопросу устойчивости инфузорий (главным образом Paramaecium caudatum и P. aurelia) к высоким и низким температурам [Серебровский, 1915; Иоллос (V. Jollos, 1921); Ефимов, 1922; Михельсон, 1928; Сцабуневич, 1929; Нашиваненко, 1938; Вольфсон (Ch. Wolfson, 1935); Полянский и Орлова, 1948; Лозина-Лозинский, 1948; Полянский, 1949 и др.]. Исследования теплоустойчивости Paramaecium позволили установить три имеющих для

проблемы адаптаций большое принципиальное значение группы фактов. Во-первых, была установлена возможность повышения верхней температурной границы переживания парамеций при постепенном приучении их ко все более высоким температурам (Михельсон, 1928; Сцабуневич, 1929). Во-вторых, выяснено, что теплоустойчивость инфузорий меняется в зависимости от предшествующего температурного режима (Серебровский, 1915; Полянский и Орлова, 1948; Сцабуневич, 1929). Наконец, было установлено, что адаптивные изменения повышенной теплоустойчивости, при условии достаточно длительного воздействия высокой температуры, сохраняются при агамном размножении и после прекращения действия вызвавшего эти изменения фактора (Сцабуневич, 1929; Полянский и Орлова, 1948). Другими словами, действием температуры можно вызвать образование длительных модификаций адаптивного характера. Эти температурные длительные модификации, как показала В. И. Олифан (1935), находят свое выражение не только в изменении теплоустойчивости, но и в изменении темпа деления.

Изменение теплоустойчивости в зависимости от термических условий представляет собою одну из наиболее существенных сторон явления индивидуальной приспособляемости к температурному фактору. Хотя некоторые существенные стороны этого явления у инфузорий, как отмечено выше, изучены, тем не менее вся проблема в целом разработана слабо. Задачей настоящего исследования являлось изучение явления температурных адаптаций инфузорий (на примере P. caudatum), выражающихся в изменении теплоустойчивости, а также в ряде других физиологических и морфологических признаков. В данной работе мы поставили перед собою следующие конкретные вопросы: 1. Как влияют различные температуры на теплоустойчивость? 2. Как возникают и протекают изменения теплоустойчивости во времени? 3. При каких условиях возникают температурные длительные модификации? 4. Какова степень специфичности изменений теплоустойчивости? Вопроса об изменении стойкости к низким температурам в данной статье мы не касаемся. Этот вопрос будет рассмотрен в специальной работе.

2. Материал и методика

Объект исследования — Paramaecium caudatum. Для обеспечения генотипической однородности материала все опыты ставились на клонах. Средой являлся эквилибрированный стерильный раствор Лозина-Лозинского (1931): $NaCl$—0,01%, KCl—0,001%, $CaCl_2$—0,001%, $MgSO_4$—0,001%, $NaHCO_3$—0,002% на бидистиллированной стеклянной воде. Пищей служили живые дрожжи Saccharomyces ellipsoides в смеси с Bac. subtilis. Оба микроорганизма культивировались раздельно на агаре. Пища давалась всегда примерно в одинаковом количестве — по одной петле дрожжей и сенной палочки на 25 *см*^{3} среды. По ходу работы использовались два типа культур. При длительных опытах в микроаквариумах («солонках») велись индивидуальные линии. Ежедневно осуществлялась пересадка инфузорий в свежую среду и точно учитывался темп деления. От одного клона получалось несколько индивидуальных линий, которые культивировались при различных температурах. От этих линий для испытаний на теплоустойчивость получались массовые культуры в пробирках на той же среде и при той же температуре. Равномерный характер темпа деления в индивидуальных линиях служил свидетельством отсутствия депрессий. Конъюгации ни разу не наблюдалось. Регулярный цитологический анализ на эндомиксис и аутогамию не осуществлялся, поскольку не наблюдалось колебания темпа деления. При постановке кратковременных опытов клоны ставились непосредственно в пробирках. Критерием теплоустойчивости являлась продолжительность выживания инфузорий при летальной температуре. В качестве таковой чаще всего применялась 40-градусная, но в ряде опытов использовались и другие температуры (36, 38, 42, 44°). А. С. Серебровский (1915) указывает, что на продолжительность выживания инфузорий при летальной температуре существенное влияние оказывает величина «температурного скачка». Чтобы избежать влияния этого фактора, мы всегда переносили инфузорий в условия летальной температуры из комнатной температуры, выдерживая их предварительно в течение 10—15 мин. перед испытанием на лабораторном столе. Для испытания на теплоустойчивость инфузории помещались в особую небольшую стеклянную камеру, в которой поддерживалась желательная температура путем непрерывного тока теплой воды вокруг камеры (подробное описание и рисунок камеры см. В. Я. Александров, 1948, стр. 33). Колебания температуры во время опыта не превышали 0,5°. Инфузории в камере находились под контролем бинокулярного микроскопа, на столике которого и осуществлялось испытание. О гибели инфузорий мы судили по полной остановке движения ресниц. Широкая изменчивость теплоустойчивости компенсировалась большим количеством наблюдений. Обычно в каждом испытании регистрировался срок гибели не менее 100 (реже от 50 до 100) инфузорий. Определялась средняя величина и другие элементы вариационного ряда. При

сравнении между собой данных различных опытов всегда учитывалась статистическая достоверность различий.

Экспериментальный материал для настоящей работы собирался в различное время. Несколько длительных опытов было осуществлено в 1947 и 1948 гг. на кафедре зоологии Педагогического института им. Герцена, где они проводились нами совместно с А. Ф. Орловой. В 1952—1953 гг. работа мною была продолжена в лаборатории зоологии Естественно-научного института им. Лесгафта. Наконец, с 1956 г. исследование продолжается в лаборатории протистологии Института цитологии АН СССР. Некоторые предварительные результаты первой серии опытов были нами опубликованы (Полянский и Орлова, 1948).

3. Изменения теплоустойчивости при длительном воспитании Paramaecium caudatum при высокой температуре

Результаты четырех опытов по изменению теплоустойчивости с четырьмя различными клонами P. caudatum представлены на прилагаемых графиках (рис. 1—5). Продолжительность каждого опыта — от 3 до 5 мес.

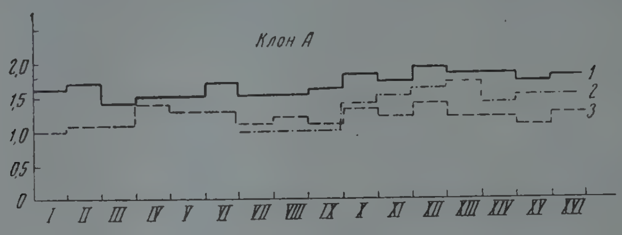


Рис. 1. График темпа деления индивидуальных линий клона *А* P. caudatum

На оси абсцисс — декады, на оси ординат — среднее число делений в сутки. *1* — «теплая» линия, *2* — «возвратная» линия, *3* — контроль

Теплоустойчивость определялась по быстроте умирания при 40°. Индивидуальные линии и ответвленные от них массовые культуры велись при комнатной температуре (18—20°) и при 28—30° в термостате (в дальнейшем эти культуры мы для краткости будем называть «теплыми»). В опы-

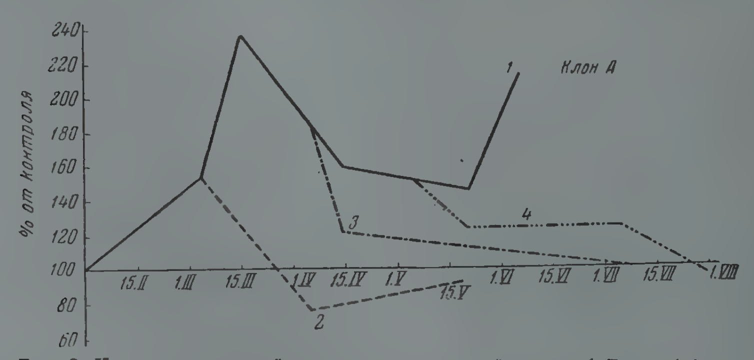


Рис. 2. Кривые теплоустойчивости разных линий клона *А* P. caudatum, выраженные в процентах от контроля

1 — «теплая» линия, *2* — первая «возвратная», *3* — вторая «возвратная», *4* — третья «возвратная»

те, результаты которого представлены на рис. 5, кроме того, велись «холодные» линии при 7—8°. За время опыта во всех линиях темп деления держался примерно на одном уровне, что указывает на отсутствие депрессий. На рис. 1 представлен для примера график темпа деления одной из линий, составленный на основании ежедневного учета размножения.

На графике дан темп деления за 16 декад, причем, как это обычно принято, приводятся средние данные за каждую декаду. Наряду с контрольной линией, на графике представлен темп деления «теплой» линии, который несколько выше контрольной. Приводится также темп размножения одной

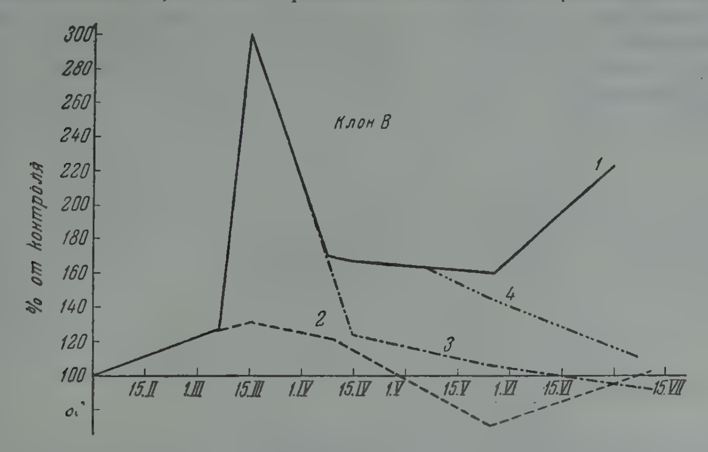


Рис. 3. Кривые теплоустойчивости разных линий клона *В* P. caudatum, выраженные в процентах от контроля
Обозначения те же, что на рис. 2

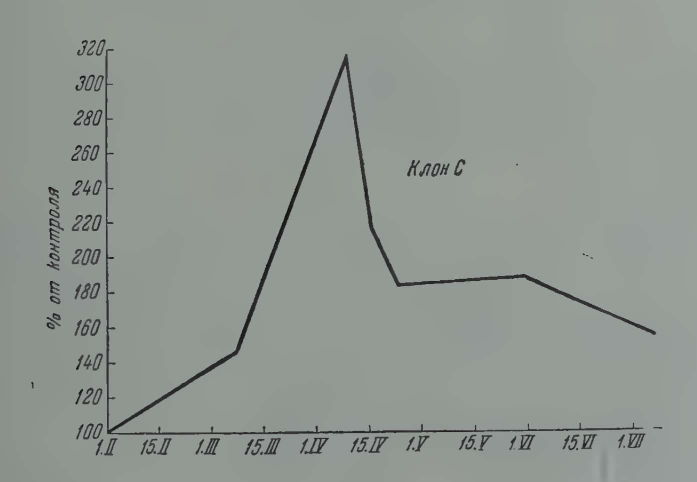


Рис. 4. Кривая теплоустойчивости «теплой» линии *С* P. caudatum, выраженная в процентах от контроля

из «возвратных» линий (см. ниже). Аналогичный характер имел график темпа деления в других линиях, которые мы в целях экономии места не приводим.

Испытания в первых трех сериях опытов проводились примерно один раз в месяц (рис. 2—4), в четвертой серии — значительно чаще (рис. 5). За контроль принимались линии, жившие при комнатной температуре. Теплоустойчивость «теплых» и «холодных» линий на кривых представлена в процентах к контролю. Кроме того, на рис. 2, 3 и 5 нанесены результаты испытаний «возвратных» линий, о которых речь будет идти ниже. Продолжительность выживания парамеций при 40° варьировала в различных опытах от 2—3 мин. до нескольких десятков минут. Например,

по клону *a* (рис. 5) 7 февраля 1953 г. продолжительность переживания контрольной линии из комнатной температуры составляла М = 6,5±±0,09 мин., крайние варианты 5 и 10 мин.; в «холодной» линии того же клона М = 4,5±0,15 мин., крайние варианты 2 и 6 мин.; наконец, в «теплой» линии М = 17,2±0,28 мин. при крайних вариантах 5 и 26 мин. В дальнейшем изложении мы будем оперировать преимущественно с процентами к контролю, так как это дает более наглядное представление об изменении теплоустойчивости.

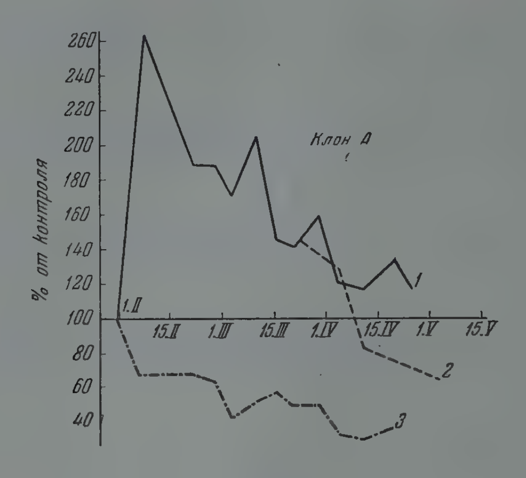


Рис. 5. Кривые теплоустойчивости разных линий клона *a* P. caudatum, выраженные в процентах от контроля

1 — «теплая» линия, *2* — «возвратная» линия, *3* — «холодная» линия

На всех четырех кривых (рис. 2—5) отчетливо видно, что теплоустойчивость «теплых» линий значительно выше контрольных. Это различие во всех случаях статистически вполне достоверно. Четыре кривые, соответствующие четырем различным клонам, несколько отличаются друг от друга, что, вероятно, в значительной мере обусловлено генотипическими различиями в норме реакции между клонами. Однако общий ход кривых обнаруживает большое сходство. Величина теплоустойчивости отнюдь не является все время постоянной и не обнаруживает постепенного плавного подъема, как это можно было бы a priori предполагать. Во всех клонах сначала наблюдается резкий взлет кривой, которая достигает в разных случаях различных, но всегда очень высоких значений. Затем происходит снижение теплоустойчивости, которая тем не менее никогда не достигает таковой в контроле и остается значительно выше последней. «Взлет» кривой в разных клонах происходил через разное время после начала опыта, и эти различия мы склонны отнести за счет генотипических различий клонов. На кривой рис. 5 спад кривой происходил неравномерно, уступами. Мы не склонны, однако, придавать этим небольшим колебаниям особое значение и предполагаем, что их следует скорее всего отнести за счет случайного характера отклонений отдельных опытов. Первоначальный взлет кривой на рис. 5 выражен вполне отчетливо. Что же касается отмеченных колебаний при падении кривой, то их удалось уловить, вероятно, потому, что в этой серии опытов определение теплоустойчивости проводилось чаще, чем в других. В двух сериях (рис. 2 и 3) в конце кривой вновь наблюдался заметный подъем теплоустойчивости (через 3—4 мес. после начала воспитания при 28—30°). Является ли это проявлением опреде-

ленной закономерности или должно рассматриваться как случайное явление, ответ на этот вопрос требует еще дополнительного исследования.

Несмотря на некоторые различия между отдельными сериями опытов, выявляется определенная закономерность в изменении теплоустойчивости P. caudatum в «теплых» линиях. Эта закономерность выражается в фазности повышения теплоустойчивости. Отчетливо выражены две фазы: начальный этап резкого повышения теплоустойчивости и последующее снижение ее. Необходимо подчеркнуть, что это снижение нельзя рассматривать как проявление депрессии, вызванное повышенной температурой. Об отсутствии депрессии говорит равномерный и высокий темп деления (рис. 1) в течение всего опыта.

В противоположность высокой температуре, низкая температура вызывает значительное снижение теплоустойчивости, как это видно на нижней кривой рис. 5. Это снижение не обнаруживает фазности и выражается в постепенном снижении теплоустойчивости. На кривой видно, что теплоустойчивость на холоду снижалась до 30% и ниже по отношению к контролю.

4. Скорость возникновения изменений теплоустойчивости в «теплых» линиях

Эксперименты были поставлены следующим образом. Предварительно размноженная в пробирке массовая клональная культура P. caudatum делилась на две части. Одна часть оставалась при комнатной температуре (18—20°), вторая разливалась в солонки и помещалась в термостат при 29—30°. От этого «теплого» ответвления клона испытания на теплоустойчивость проводились каждый час в течение первых 8 час. Результаты сравнивались с контролем. Опыт был проведен на двух клонах (*A* и *C*), на каждом клоне в нескольких повторностях. Результаты испытаний на теплоустойчивость обоих клонов суммарно представлены кривыми на рис. 6. Повышение теплоустойчивости происходит очень быстро. Уже через час после помещения инфузорий в термостат различия с контролем являются статистически вполне достоверными. В дальнейшем теплоустойчивость продолжает нарастать. В обоих клонах через 4 часа после помещения в термостат происходит некоторое снижение теплоустойчивости. Является ли это снижение проявлением фазности на самых ранних стадиях адаптации или оно носит случайный характер, в настоящее время решить трудно. Несомненным остается факт чрезвычайно быстрого изменения теплоустойчивости, быстрая ответная адаптивная реакция парамеций на изменение термических условий среды.

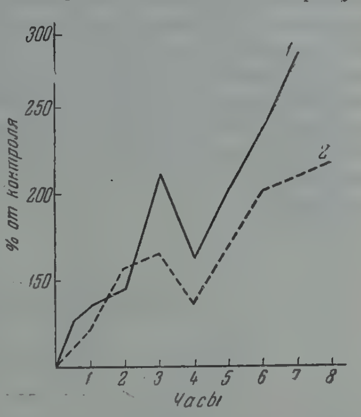


Рис. 6. Кривые теплоустойчивости двух клонов P. caudatum в первые часы действия температуры 29—30° в процентах от контроля
1—клон *A'*, *2*—клон *C'*

5. Влияние различных температур на теплоустойчивость Paramaecium caudatum

Приведенные выше данные показывают, что температура порядка 28—30° резко повышает теплоустойчивость P. caudatum. Аналогичная картина повышения теплоустойчивости под влиянием относительно высоких температур отмечается и на других объектах. Христоферсен и Прехт (J. Christophersen u. H. Precht, 1950) убедительно показали это на дрож-

жах Torulopsis kefyr. В. Я. Александров (1956) весьма обстоятельно и на большом материале изучал этот вопрос на растительных клетках цветковых растений. Он наблюдал у растений так же, как и мы у инфузорий, повышение теплоустойчивости клеток после воздействия умеренных нагревов. Однако это повышение теплоустойчивости имело место только в тех случаях, когда температура, под влиянием которой повышалась теплоустойчивость, приближалась к температуре, повреждающей протоплазму клетки. Например, по В. Я. Александрову, у Tradescantia fluminensis эффект повышения теплоустойчивости проявляется лишь при содержании листьев при 26° и выше. В интервале же температур от 2 до 26° изменений теплоустойчивости не происходит. В. Я. Александров связывает повышение теплоустойчивости (по его терминологии «закалку») с явлениями обратимого повреждения протоплазмы, с реакцией клеток на повреждающее действие нагрева. В наших опытах, результаты которых изложены выше, повышение теплоустойчивости инфузорий достигалось действием температур порядка 28—30°. Эти температуры близки к летальным. При 31—32° инфузории изучавшихся нами клонов длительно жить не могут и вскоре погибают. По аналогии с наблюдениями В. Я. Александрова мы заинтересовались, не является ли и в наших опытах повышение теплоустойчивости при действии умеренных нагревов результатом повреждающего действия сублетальных температур? Не имеем ли мы дело с «закалкой», связанной с повреждением протоплазмы? Естественно возникает вопрос, какова будет теплоустойчивость P. caudatum, живущих при температурах, в отношении которых нельзя предположить их повреждающего действия. Для решения поставленного вопроса нами была проведена специальная серия экспериментов. Инфузории трех разных клонов в течение 3—8 недель воспитывались при трех различных температурах каждый: 12—13°, 18—20° и 24—26°. В отношении этих температур не приходится, разумеется, говорить об их повреждающем действии на клетку. Для каждого из температурных вариантов по обычной методике определялась теплоустойчивость при 40°. Результаты этих опытов сведены в табл. 1.

Таблица 1

Продолжительность выживания (в минутах) P. caudatum при 40° после предварительного культивирования в различных температурах

Клон	12—13°	18—20°	24—26°
Клон *A′*	6,7 ± 0,16	13,9 ± 0,5	35,4 ± 0,86
	9,6 ± 0,2	17,6 ± 0,42	34,7 ± 0,30
Клон *B′*	10,6 ± 0,3	19,1 ± 0,3	42,4 ± 0,77
	6,1 ± 0,05	19,3 ± 0,7	31,6 ± 0,69
Клон *D′*	10,9 ± 0,10	не измерялась	35,7 ± 0,3
	12,5 ± 0,10	23,3 ± 0,13	36,9 ± 0,20

Из таблицы видно, что различия в теплоустойчивости в пределах одного клона в зависимости от предшествующих температурных условий среды чрезвычайно велики. Между инфузориями, живущими при 12—13° и при 24—26°, продолжительность выживания при 40° различается в 3—5 раз. Если же для сравнения привлечь еще «холодные» линии, то эти различия будут еще резче. Таким образом, у P. caudatum наблюдается существенно иная картина зависимости теплоустойчивости от температурных условий среды, чем у растительных клеток по В. Я. Александрову. Инфузории в этом отношении обнаруживают бо́льшую пластичность и очевидно, что у них изменение теплоустойчивости не обязательно связано с механизмом повреждения клетки. По терминологии В. Я. Александрова, у инфузорий имеет место «настройка» на определенную температуру, тогда

как в растительных клетках тех видов, которые исследовались В. Я. Александровым, «настройки» нет, а происходит «закалка», связанная с обратимым повреждением.

6. Последействие температурных воздействий и возникновение длительных модификаций

Впервые экспериментально установленное Иоллосом (1921) у Paramaecium явление длительных модификаций, как показали дальнейшие исследования, оказалось широко распространенной формой изменчивости простейших. Условия возникновения адаптивных длительных модификаций к повышенному содержанию солей на индивидуальных линиях были особенно полно изучены А. Ф. Орловой (1941, 1947). В. И. Олифан (1935) обнаружила, что изменения темпа деления парамеций, вызванные температурным фактором, также могут приобретать характер длительных модификаций. В нашем предварительном сообщении (Полянский и Орлова, 1948) было показано, что при достаточно длительном содержании инфузорий при высоких температурах (28—30°) повышение теплоустойчивости приобретает характер длительной модификации, сохраняющейся при прекращении действия вызвавшего ее фактора в течение многих агамных поколений. В настоящее время в нашем распоряжении имеется экспериментальный материал, который позволяет более полно осветить вопрос о длительных модификациях P. caudatum, вызванных действием высоких температур. Опыты ставились следующим образом. От «теплых» линий через различные сроки после помещения их в термостат при 28—30° ставились «возвратные» линии, которые велись при комнатной температуре и периодически подвергались испытаниям на теплоустойчивость при 40°. «Возвратные» линии через 10 и 15 дней после пребывания «теплых» при 28—30° не показали наличия повышенной теплоустойчивости (испытания проводились через 2 дня после «возврата» в контрольную температуру). Иная картина наблюдается, если «возврат» происходит через месяц и бо́льшие сроки. Теплоустойчивость «возвратных» линий представлена на кривых (рис. 2, 3, 5). В клоне *A* первая «возвратная» линия (рис. 2) через 10 дней после возврата в комнатную температуру показала повышенную теплоустойчивость, хотя и значительно более низкую, чем «теплая» линия того же клона. По клону *B* (рис. 3) первая «возвратная» линия, ответвленная от «теплой» через 2 месяца и 6 дней после начала нагрева, через месяц после возврата обнаружила статистически достоверную повышенную теплоустойчивость. Отчетливо выраженные длительные модификации обнаруживают и другие «возвратные» линии. Во всех случаях наблюдалось постепенное затухание длительных модификаций и приближение их по теплоустойчивости к контролю. В этом затухании сказываются характерные черты длительных модификаций, установленные еще Иоллосом. Более поздние «возвратные» линии обнаруживают бо́льшую стойкость, и затухание в них происходит несколько медленнее. В третьих «возвратных» линиях клонов *A* (рис. 2) и *B* (рис. 3) статистически достоверные различия теплоустойчивости наблюдались нами в течение более чем 2 мес. Если считать, что инфузории делились в среднем 1,3 раза в сутки, то это составит свыше 80 агамных поколений. На тех трех «возвратных» линиях, которые мы наблюдали в течение длительного срока (клон *A*, первая «возвратная» — рис. 2, клон *B*, первая «возвратная» — рис. 3, клон *a*, «возвратная» — рис. 5), теплоустойчивость после возврата до уровня контроля спускалась ниже теплоустойчивости контроля, а затем вновь поднималась до его уровня. Здесь наблюдается также явление фазности. Вопрос о причинах падения теплоустойчивости «возвратных» линий ниже контроля требует дальнейшего исследования.

Отметим, что у растительных клеток В. Я. Александров (1956) при «закалке» повышенной температурой наблюдал также некоторое после-

действие, которое сказывалось еще через 7 дней после прекращения действия нагрева.

В случае культивирования инфузорий при относительно низких температурах теплоустойчивость, как указывалось выше, резко снижается (рис. 5). Естественно возникает вопрос, будет ли и здесь наблюдаться образование длительных модификаций, т. е. сохранение пониженной теплоустойчивости после возврата холодных линий в комнатную температуру? Последействие низких температур в отношении теплоустойчивости носит совершенно иной характер, чем высоких температур. Оно является очень кратковременным, длительных модификаций не возникает, теплоустойчивость холодных линий после переноса их в комнатную температуру через 2—3 дня становится равной контролю или даже превосходит его.

7. Продолжительность переживания Paramaecium caudatum при разных летальных температурах

Изучение теплоустойчивости P. caudatum во всех изложенных выше опытах определялось путем выяснения продолжительности переживания инфузорий при 40°. Для того чтобы подойти к вопросу о цитофизиологической природе адаптивных изменений теплоустойчивости, представлялось существенным изучить продолжительность переживания парамеции при разных летальных температурах. Подобное сравнительное изучение дает возможность построить кривую изменения теплоустойчивости при разных температурах, что в свою очередь позволяет высказать некоторые суждения о природе изменения теплоустойчивости.

Опыты по переживаемости инфузорий в разных летальных температурах были поставлены на двух культурах клона D^1. Одна из них развивалась в течение нескольких недель при 18—20°, вторая — при 10—12°. Полученные результаты сведены в табл. 2. Цифры каждой строчки таблицы соответствуют испытаниям, проведенным в один и тот же день.

Таблица 2

Выживаемость (в минутах) P. caudatum при различных летальных температурах (клон D')

Летальные температуры в °C	Температуры культивирования клона в °C		Летальные температуры в °C	Температуры культивирования клона в °C	
	18—20	10—12		18—20	10—12
36	145,0 ± 0,30	27,2 ± 0,29	40	13,9 ± 0,13	5,9 ± 0,06
	108,2 ± 0,29	26,7 ± 0,20		14,1 ± 0,09	6,5 ± 0,06
	60,0 ± 0,30	27,9 ± 0,32		11,0 ± 0,07	6,5 ± 0,10
38	39,8 ± 0,5[illegible]	13,6 ± 0,13	42	5,4 ± 0,12	2,7 ± 0,02
	20,0 ± 0,07	13,3 ± 0,10		7,2 ± 0,09	2,1 ± 0,10
	30,6 ± 0,41	12,8 ± 0,12		1,9 ± 0,08	2,6 ± 0,91
			44	1,9 ± 0,05	Опыты не проводились
				2,1 ± 0,05	

Продолжительность выживания парамеций зависит в большой степени от температуры. Например, для культуры из 18—20° быстрота гибели инфузорий при 44° превосходит таковую при 36° более чем в 50 раз. Характер зависимости быстроты гибели от температуры выступает более отчетливо при графическом изображении. На рис. 7 даны кривые зависимости быстроты гибели парамеций от температуры. Кривые построены таким образом, что для каждой температурной точки взята средняя из тех наблюдений, которые приведены в табл. 2. На рис. 8 те же данные представлены в виде полулогарифмических кривых, где на оси абсцисс отложена температура в градусах Цельсия, на оси ординат — логарифмы времени. На этом графике кривые зависимости быстроты гибели инфузорий

от температуры приобретают характер отрезков прямых. Это означает, что прямолинейные участки изображаемой графически зависимости обладают в пределах изученного участка температурной шкалы постоянным температурным коэффициентом Вант-Гоффа (Q_{10}), величина которого определяется углом наклона прямолинейного участка к оси абсцисс. Экстраполируя прямолинейный отрезок на 10° температурной шкалы от правой нижней крайней точки, можно определить значение Q_{10}. В нашем случае Q_{10} для культуры парамеций из 18—20° оказывается равным примерно 140, для культуры из 10—12° — около 60. Эти величины значитель-

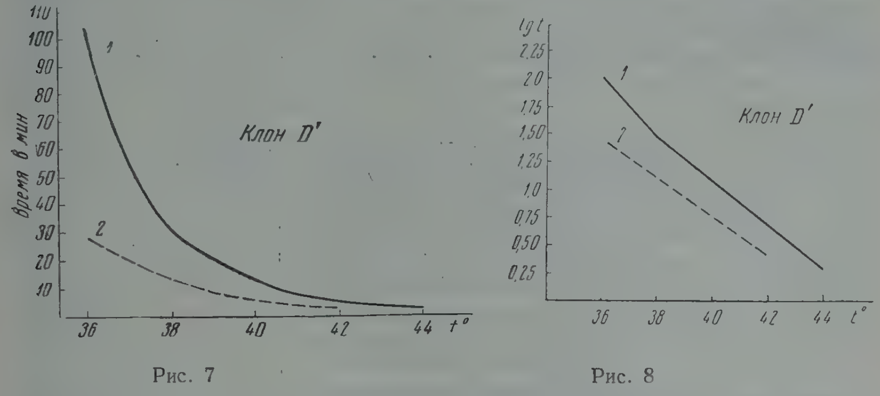


Рис. 7

Рис. 8

Рис. 7. Быстрота гибели двух линий P. caudatum в разных летальных температурах
1 — линия из 18—20°, *2* — линия из 10—12°

Рис. 8. Быстрота гибели двух линий P. caudatum в условиях разных летальных температур, выраженная полулогарифмической кривой
Обозначения те же, что на рис. 7

но выше величины Q_{10} для обычных физико-химических реакций, для которых коэффициент Вант-Гоффа обычно не превышает 3. Как известно, температурный коэффициент чрезвычайно высок для явлений денатурации белка, где он измеряется сотнями и тысячами при перерасчете на 10°. Интересно отметить, что найденный нами Q_{10} для изменения теплоустойчивости парамеций очень резко отличается от температурного коэффициента процесса деления. А. С. Серебровский (1915) определил Q_{10} для темпа деления парамеций в широком интервале от 7,9 до 29,4°. Температурный коэффициент, по А. С. Серебровскому, оказался непостоянным для разных отрезков температурной шкалы и варьировал в довольно значительных пределах, а именно — от 1,42 (для высоких температур) до 6,4 (для низких температур). Однако порядок цифр здесь совершенно иной, чем полученный нами для изменения теплоустойчивости инфузорий, что указывает на существенные различия лежащих в основе этих явлений биохимических процессов. В. Я. Александров (1956) для теплового повреждения растительных клеток, определяемого по остановке движения протоплазмы, приводит также очень высокие значения Q_{10}. Согласно его данным, у разных растений величина эта варьировала между 123 и 2150. Очень высок Q_{10} и для температурного повреждения мышц, согласно наблюдениям Б. П. Ушакова (1955, 1956а, 1956б), проведенным им на разных беспозвоночных и пойкилотермных позвоночных. Температурные коэффициенты, по Б. П. Ушакову, определялись цифрами порядка нескольких сот. Было бы опрометчиво только на основании величины Q_{10} высказывать определенные суждения о природе биохимических и физико-химических явлений, лежащих в основе изменения теплоустойчивости парамеций. Однако высокое значение температурного коэффициента позволяет все же предполагать, что в основе этих процессов лежат явления обрати-

мой денатурации белков протоплазмы. Полученные нами факты вполне укладываются в рамки денатурационной теории повреждения (Насонов и Александров, 1940), с которой согласуются также экспериментальные данные по теплоустойчивости растительных и животных клеток, приведенные в неоднократно цитировавшихся выше исследованиях В. Я. Александрова и Б. П. Ушакова.

8. О специфичности адаптаций Paramaecium caudatum к повышенной температуре

Важным моментом в характеристике природы изменений, связанных с повышением теплоустойчивости, является вопрос о специфичной и неспецифичной стороне процесса. Сопровождается ли повышение стойкости к высокой температуре одновременно повышением устойчивости к другим повреждающим факторам? Ряд авторов, изучавших явления адаптации у инфузорий к различным факторам среды, обнаружили, что в известной мере многие адаптивные изменения не являются специфичными. А. Ф. Орлова (1941) с несомненностью установила, что адаптированные к $CaCl_2$ парамеции обнаруживают повышенную резистентность к солям калия и меди. Для нас особенно интересно, что, согласно ее данным, адаптированные к Са инфузории обнаружили также некоторое повышение теплоустойчивости. Неспецифический характер адаптации парамеций к различным веществам устанавливает также В. П. Парибок (1948). В его опытах адаптированные к изобутиловому спирту инфузории обнаруживали повышенную стойкость к солевой гипертонии. Парамеции, приученные к повышенному содержанию хлоретона, обнаружили несколько повышенную теплоустойчивость. Наконец, в одном из опытов, В. П. Парибок показал, что адаптированные к повышенной температуре инфузории обнаружили повышенную стойкость и к этиловому спирту. Неспецифический характер тепловой «закалки» растительных клеток обнаружили также В. Я. Александров и Н. Л. Фельдман (1957).

Таблица 3

Продолжительность выживаемости (в минутах) в различных веществах «теплых» и контрольных линий P. caudatum

Клоны	Температура культивирования линий в °С		Diff. / m. diff.
	16—20	28—30	
	8%-ный этиловый спирт		
A	3,2 ± 0,3	5,8 ± 0,5	4.3
B	13,4 ± 0,75	22.0 ± 1,9	4,1
G	8.6 ± 0.8	15,5 ± 1,1	5,2
J	4,0 ± 0,4	8,8 ± 0,4	8,1
	5%-ная глюкоза		
A	16.8 ± 0.9	26.0 ± 1,6	5,1
B	21,7 ± 0.9	30,0 ± 1,3	4,5
G	27.0 ± 1,1	26,0 ± 1,3	0.6
J	13,0 ± 0,8	20.6 ± 1,0	5,2
	N/1000 KCN		
	38.7 ± 2,5	10.0 ± 0.8	11.0
G	10.6 ± 0,3	7,2 ± 0,2	8,0
H	8,4 ± 0,4	5,9 ± 0,1	6,0
G	5,5 ± 0,1	3,8 ± 0,2	5,5

Нами было проведено несколько опытов по сравнительному изучению стойкости контрольных и «теплых» линий к 8%-ному этиловому спирту, 5%-ной глюкозе и N/1000 раствору KCN. Результаты этих опытов, проведенных на нескольких клонах, сведены в табл. 3.

Приведенный в таблице материал показывает, что в опытах с этиловым спиртом во всех случаях «теплые» линии четырех различных клонов показали повышенную устойчивость, статистически вполне достоверную. В опытах с глюкозой в трех случаях была обнаружена повышенная устойчивость «теплых» линий, в одном случае (клон *G*) различия отсутствовали. Эти результаты хорошо согласуются с приведенными выше данными А. Ф. Орловой, В. П. Парибока, В. Я. Александрова и Н. Л. Фельдман. Очевидно, повышение теплоустойчивости связано с такими изменениям белкового субстрата протоплазмы, которые делают его более стойким к денатурирующему и обезвоживающему факторам. Однако повышение теплоустойчивости увеличивает стойкость далеко не к каждому повреждающему фактору. Примером могут служить цианиды. В отношении действия N/1000 KCN наблюдается картина, прямо противоположная действию спирта и глюкозы. «Теплые» линии обнаруживают меньшую стойкость к цианидам, чем контрольные. Весьма возможно, что в этом проявляется специфический характер действия цианидов, подавляющих окислительные процессы в клетке. Вероятно, «теплые» линии обладают более высоким уровнем окислительных процессов, чем контрольные, что и определяет их бо́льшую чувствительность к цианидам.

По ходу наших экспериментов мы наблюдали закономерное изменение размеров инфузорий в зависимости от температуры. Это хорошо известные факты. Более полувека назад Гертвигом (R. Hertwig, 1903) было показано, что при низких температурах размеры инфузорий значительно возрастают, при высоких — уменьшаются. Эта закономерность затем была подтверждена многими исследователями. Отчетливо наблюдалась она и на нашем материале. Так как это явление достаточно полно изучено, мы не будем на нем специально останавливаться.

9. Обсуждение результатов

Парамеции обладают исключительно широкой индивидуальной приспособляемостью к температурному фактору. Эта широкая приспособляемость затрагивает не только термический режим, но и другие факторы среды. А. Ф. Орлова (1941, 1947) показала наличие широкой приспособляемости P. caudatum и P. multimicronucleatum к солевому составу. Финлей (H. Finley, 1930) на 50 видах свободноживущих простейших разных классов обнаружил способность широкой адаптации пресноводных видов простейших к морской воде. Эта широкая приспособляемость распространяется и на внешние воздействия, не являющиеся адекватными, не встречающиеся в природных условиях. Иоллос обнаружил широкую приспособляемость парамеций к соединениям мышьяка. Ряд авторов (особенно убедительно Парибок, 1948) показали возможность привыкания инфузорий к наркотикам.

Индивидуальные адаптации инфузорий возникают очень быстро. Для температурного фактора эта быстрота возникновения адаптаций показана в настоящей работе, для солевого состава среды — у Финлея. В естественных экологических условиях широкая индивидуальная приспособляемость простейших сочетается с естественным отбором генотипически различных групп на основе наследственной изменчивости (Гаузе, 1939, 1940, 1941). Возникает вопрос, какое экологическое значение имеет столь широкая, свойственная, по-видимому, большинству свободноживущих простейших адаптивная модификационная и длительно-модификационная изменчивость? Следует вспомнить, что огромное большинство свободноживущих простейших обладает исключительно широким географическим рас-

пространением. Высказанная еще в 1893 г. В. Т. Шевяковым мысль о всесветном распространении большинства свободноживущих пресноводных простейших в основном оказалась справедливой. Правда, некоторые авторы указывают на наличие географических различий в распределении некоторых групп свободноживущих Protozoa. Например, в последнее время на основании исследования африканской фауны пресноводных раковинных корненожек Деклуатр (L. Decloître, 1954) усиленно защищает подобную точку зрения. Но даже если и принять некоторые ограничения к широко распространенному взгляду о космополитизме свободноживущих Protozoa, все же географическое распространение большинства видов их является чрезвычайно широким. Кроме того, многие свободноживущие простейшие населяют весьма разнообразные биотопы. В качестве примера можно сослаться на работу Эллиот и Хейс (A. Elliot a. R. Hayes, 1955), подробно изучивших распространение равноресничной инфузории Tetrahymena pyriformis в водоемах Мексики, Панамы и Колумбии. Авторы обнаружили ее в водоемах самого различного типа (канавы, пруды, ручьи, реки, озера) и местоположения (начиная от долин, лежащих на уровне моря, и кончая высокогорными водоемами, расположенными на высоте до 3 000 *м* над ур. м.). Термический режим изученных авторами водоемов колебался от 8 до 35°. Аналогичных примеров можно привести много. Какими путями осуществляется столь широкая приспособляемость простейших? A priori можно представить себе два основных пути. Первый — это образование в пределах вида на основе естественного отбора и наследственной изменчивости многочисленных генотипически различающихся местных популяций, экотипов, климатипов и т. п. Этот путь, как хорошо известно, приводит к сложной внутривидовой дифференциации и широко распространен в самых различных группах высших растений и животных [1]. Но наряду с этим у простейших особенно широко осуществляется и второй путь — индивидуальная модификационная приспособляемость, лежащая в пределах широкой нормы реакции и усложненная явлением длительных модификаций. Эта широкая индивидуальная адаптивная изменчивость связана с наличием быстро протекающего агамного размножения, в процессе которого возникающие адаптации не исчезают, а сохраняются в ряде следующих друг за другом агамных поколений. Приведенный в настоящей работе экспериментальный материал иллюстрирует проявление широкой адаптивной изменчивости инфузорий к температурному фактору.

Обсуждая вопрос о зависимости теплоустойчивости инфузорий в пределах вида от температурных условий среды, необходимо остановиться на ряде исследований В. Я. Александрова (1952, 1956) и Б. П. Ушакова (1955, 1956, 1956а, 1956б), посвященных изучению теплоустойчивости протоплазмы разных видов растительных и животных организмов в связи с условиями существования видов. В. Я. Александров (1952) на мерцательном эпителии различных беспозвоночных (моллюски, Pecten, Mytilus, Anodonta, Unio) и позвоночных (разные виды лягушек, ящериц, летучих мышей, грызунов и др.) обнаружил, что для каждого вида теплоустойчивость эпителия постоянна. Величина эта находится в определенном соответствии с экологией. Виды южные, живущие в более теплом климате, обладают более высокой теплоустойчивостью мерцательного эпителия, чем виды более северные. Никаких сезонных изменений теплоустойчивости не происходит, эти величины остаются строго постоянными в течение всего года. К совершенно аналогичному результату пришел и Б. П. Ушаков, изучавший теплоустойчивость мускулатуры самых различных пойкилотермных животных, как беспозвоночных, так и позвоночных. Величина теплоустойчивости, определяемая по сроку переживания изолированных

---

[1] Вопрос о внутривидовой дифференциации и структуре вида у простейших рассматривается нами в специальной статье, которая в настоящее время печатается в «Вестнике Ленинградского государственного университета».

мышц при различных температурах, находится в строгом соответствии с экологией вида, но в пределах всего ареала вида характеризуется поразительным постоянством. Адаптацию организмов к температурному фактору Б. П. Ушаков усматривает в основном в «приспособлениях системного типа» — в нахождении организмом благоприятных экологических ниш, физиологических реакций организма как целого, связанных с терморегуляцией и т. п. Белки протоплазмы, их теплоустойчивость, определяемая в основном денатурационными свойствами, остаются при этом неизменными. В. Я. Александров (1956), подробно изучавший теплоустойчивость растительных клеток, также обнаружил в ряде случаев поразительную константность ее в пределах вида, тесно связанную с экологическими условиями существования вида.

Обширный фактический материал, заключающийся в работах В. Я. Александрова и Б. П. Ушакова, тщательность экспериментов и точность методики не оставляют никаких сомнений в том, что их выводы о видовой константности теплоустойчивости белков соответствуют действительности. Однако нам представляется, что этим раскрывается лишь одна сторона явления, представляющая исключительно важный общебиологический интерес. Наряду с этим при определенных условиях и в разной степени у различных организмов может меняться и теплоустойчивость протоплазмы. Приведенные выше наблюдения В. Я. Александрова (1956) над «закалкой» растительных клеток уже говорят о возможности подобного рода адаптивных изменений клеточной теплоустойчивости. В литературе можно найти ряд указаний об изменении температурных адаптаций «клеточного типа». В качестве примера сошлемся на работу Герстадиуса (S. Hörstadius, 1925), изучавшего развитие морского ежа Paracentrotus lividus из Неаполитанского залива. Этот еж размножается круглогодично при разных температурах. Зимой температура в заливе равна обычно 13°, летом 26—27°. В условиях эксперимента зимние оплодотворенные яйца нормально развиваются в пределах 8—23°, летние при 16—29°. Таким образом, естественные зимние температуры (13°) являются летальными для большей части летних яиц. Все это указывает на глубокие адаптационного характера процессы, происходящие в цитоплазме развивающихся яиц. Герстадиус связывает их с изменением дисперсности белковых коллоидов протоплазмы. Ряд аналогичных данных имеется и для пойкилотермных позвоночных. Например, Леб и Вастенен (J. Loeb a. H. Wasteneys, 1912) на Fundulus показали, что предварительное выдерживание этих рыб в относительно высокой температуре (27°) резко повышает их теплоустойчивость по сравнению с рыбами, живущими при низкой температуре (10—14°). А. А. Монич (1955) выдерживала вьюнов при 20 и 2°. Полученная от обеих групп развивающаяся икра обнаружила различную теплоустойчивость. При действии 29° в большем количестве отмирала икра от «холодных», чем от «теплых» вьюнов. Обратный результат дало испытание при 0°: в этих условиях более стойкой оказалась икра от «холодных» вьюнов. Т. В. Михальченко (1956), выдерживая взрослых лягушек в течение 2 месяцев при различной температуре (3,16—17,26°) в полном согласии с В. Я. Александровым, не получила никаких сдвигов теплоустойчивости мерцательного эпителия. Иной результат она получила, когда действию различных температур подвергались развивающиеся зародыши. При этих условиях теплоустойчивость мерцательного эпителия головастиков, развитие которых протекало при разных температурах, удалось изменить.

Таким образом, имеется некоторый, пока еще небольшой экспериментальный материал, который показывает, что изменение теплоустойчивости протоплазмы все же может иметь место и в особенности, по-видимому, в тех случаях, когда онтогенез протекает при резко различных температурных условиях. В этом отношении особой лабильностью отличаются инфузории (можно думать, что и другие свободноживущие простейшие), что,

вероятно, связано с их размножением, так как каждое деление инфузории сопровождается вместе с тем и ее онтогенезом. В этой широкой индивидуальной приспособляемости инфузорий можно видеть путь адаптации их к меняющимся условиям среды, по которому пошли многие простейшие в своей эволюции. Этот тип приспособления, возможно, связан с тем, что у Protozoa понятия клетки и организма совпадают и, следовательно, у них нельзя, строго говоря, различать «клеточную» и «организменную» форму адаптаций.

Выводы

1. На клональном материале у P. caudatum показана зависимость теплоустойчивости от температурных условий среды. При относительно высокой температуре теплоустойчивость повышается, в условиях низкой температуры — снижается. Изменения теплоустойчивости происходят быстро, их удается обнаружить в течение 1-го часа при изменении температуры.

2. Изменение теплоустойчивости обнаруживает закономерную фазность во времени. После периода резкого повышения теплоустойчивости наблюдается ее значительное снижение. Длительное воздействие относительно высоких температур приводит к возникновению длительных модификаций, выражающихся в сохранении в течение большого числа агамных поколений повышенной теплоустойчивости.

3. Зависимость теплоустойчивости от термического режима наблюдается на всем протяжении температурной шкалы, от температур, близких к 0°, и до 28—30°. Температурный коэффициент (Q_{10}) действия летальных температур на Paramaecium очень высок, он лежит в пределах 60—100.

4. Повышение теплоустойчивости парамеций в результате развития их при 28—30° приводит к одновременному повышению стойкости к некоторым неадекватным повреждающим факторам (этиловый спирт, глюкоза). Напротив, адаптированные к высокой температуре инфузории обнаруживают повышенную чувствительность к цианидам.

5. Широкая индивидуальная приспособляемость инфузорий к условиям среды является характерной особенностью их эволюции, связанной с одноклеточностью и агамной формой размножения.

Литература

Александров В. Я., 1948. Специфическое и неспецифическое в реакции клетки на повреждающие вещества, Тр. Ин-та цитол. и гистол., т. III, вып. I.—1952. О связи между теплоустойчивостью протоплазмы и температурными условиями существования, ДАН СССР, LXXXIII, № 1.— 1956. Цитофизиологический анализ теплоустойчивости растительных клеток и некоторые задачи цитоэкологии, Ботан. журн., т. XLI, № 7.

Александров В. Я. и Фельдман Н. Л., 1957. Исследование реактивного повышения устойчивости клеток. I. Реактивное повышение устойчивости клеток при действии нагрева (в печати).

Гаузе Г. Ф., 1939. Исследования по естественному отбору у простейших. I. Приспособления Paramaecium aurelia к повышению солености среды. Зоол. журн., т. XVIII, № 4.— 1940. IV. Наблюдения над стабилизирующим отбором в культурах солоноватоводных инфузорий рода Euplotes, Зоол. журн., т XIX, № 3.

Ефимов В. В., 1922. Вымерзание и переохлаждение простейших, Арх. Русск. протистол. об-ва, т. 1.

Лозина-Лозинский Л. К., 1931. Zur Ernährungsphysiologie der Infusorien: Untersuchungen über die Nahrungswahl u. Vermehrung bei Paramaecium caudatum, Arch. f. Protistenk., Bd. 74.— 1948. Влияние солей на холодоустойчивость инфузорий и причины смерти при охлаждении, Журн. общ. биол., т. IX, № 6.

Михальченко Т. В., 1956. Теплоустойчивость мерцательного эпителия и ее изменение у травяной лягушки (Rana temporaria L.), ДАН СССР, т. 111, № 6.

Михельсон Е., 1928. Existenzbedingungen und Cystenbildung bei Paramaecium caudatum Ehrbg., Arch. f. Protistenk., Bd. 61, Hft. 1.

Монич А. А., 1955. Экспериментальный анализ температурных адаптаций эмбрионов рыб, Уч. зап. Ленингр. гос. педагог. ин-та им. А. И. Герцена, т. 110.

Насонов Д. Н. и Александров В. Я., 1940. Реакция живого вещества на внешние воздействия, Изд-во АН СССР, М.—Л.

Нашиваненко Т. Т., 1938. Ритмические изменения в чувствительности организмов

к высокой температуре и температурная адаптация, Бюлл. экспер. биол. и медиц., т. VI, вып. 1.
Олифан В. И., 1935. Изменчивость Paramaecium caudatum при длительном воздействии разных температур, Биол. журн., т. IV, № 6.
Орлова А. Ф., 1941. Длительные модификации у Paramaecium caudatum и Paramaecium multimicronucleatum, Зоол. журн., т. XX, № 3.— 1947. Об адаптациях и длительных модификациях у инфузорий, Зоол. журн., т. XXVI, № 6.
Парибок В П., 1948. Материалы к проблеме привыкания к наркотикам, Дисс., Военно-морск. акад., Л.
Полянский Ю. И., 1949. Sur les modifications et les modifications durables des Infusoires provoquées par l'influence des temperatures élevées et basses et sur leur importance adaptive, XIII Congrés International de zoologie, Comptes rendus, Paris.
Полянский Ю. И. и Орлова А. Ф., 1948. Об адаптивных изменениях и длительных модификациях у инфузорий Paramaecium caudatum, вызванных действием высоких и низких температур, ДАН СССР, т. LIX, № 5.
Решетняк В. В., 1952. Влияние температуры на фагоцитоз у Paramaecium, Уч. зап. ЛГУ, № 141, сер. биол., вып. 28.
Серебровский А. С., 1915. Влияние температуры на Paramaecium caudatum, Уч. зап. Моск. гор. народн. ун-та им. Шанявского, отд. естественноисторич., т. 1, вып. 3.
Ушаков Б. П., 1955. Теплоустойчивость соматической мускулатуры земноводных в связи с условиями существования вида, Зоол. журн., т. XXXIV, вып. 3. — 1956. Теплоустойчивость клеточных белков холоднокровных животных в связи с видовым приспособлением к температурным условиям существования, Журн. общ. биол., т. XVII, № 2.— 1956а. Теплоустойчивость мускулатуры ракообразных в связи с условиями существования вида, Изв. АН СССР, сер. биол., № 5. — 1956б. Теплоустойчивость мускулатуры мидий и пиявок в связи с условиями существования вида, Зоол. журн., т. XXXV, вып. 7.
Шевяков В. Т., 1893. Über die geographische Verbreitung der Süsswasserprotozoen, Mem. Acad. Petersbourg, Ser. 7, Bd. 41.
Christophersen J. und Precht H., 1950. Fermentative Temperatur adaptationen, Biol. Cbl., Bd. 69, Hft. 5/6.
Decloître L., 1954. Biostatistique, biogéographie et Thecamoebiens d'A. O. F., Bull. Inst. franc. Afrique Noire, vol. XVI, No 2.
Elliot A. and Hayes R., 1955. Tetrahymena from Mexico, Panama and Colombia with special reference to sexuality, J. Protozool., vol. II, No. 2.
Finley H., 1930. Toleration of fresh water Protozoa to increased salinity, Ecology, vol. XI.
Hertwig R., 1903. Ueber Korrelation von Zell- und Kerngrösse, Biol. Cbl., Bd. 23.
Hörstadius S., 1925. Temperaturanpassung bei den Eiern von Paracentrotus lividus Lk., Biol. gener., vol. 1.
Jollos V., 1921. Experimentelle Protistenstudien. I. Untersuchungen über Variabilität und Vererbung bei Infusorien, Arch. f. Protistenk., Bd. 43. Hft. 1.
Loeb J. and Wasteneys H., 1912. On the adaptation of fish (Fundulus) to higher temperatures, J. Exper. Zool., vol. 12, No. 4.
Szabuniewicz B., 1929. Über die Anpassung des Paramaecium caudatum an höhere Temperatur und über Verebung dieser Anpassung, Zschr. indukt. Abstam. u. Vererbungslehre, Bd. LII, Hft. 4.
Wolfson Ch., 1935. Observation on Paramaecium during exposure to sub-zero temperatures, Ecology, vol. XVI.
Woodruff L. and Baitsell G., 1911. The temperature coefficient of the rate of reproduction of Paramaecium aurelia, Amer. J. Physiol., vol. 29.

TEMPERATURE ADAPTATION IN INFUSORIA

I. RELATION OF HEAT RESISTANCE OF PARAMAECIUM CAUDATUM TO THE TEMPERATURE CONDITIONS OF EXISTENCE

Yu. I. Polyansky (with the participation of A. F. Orlova)

Laboratory of Protistology, Institute of Cytology of the Academy of Sciences of the USSR (Leningrad)

Summary

The relation of heat resistance of Paramaecium caudatum to the preceding temperature conditions of existence has been studied. The dependence of the heat resistance upon the temperature environmental conditions is shown on clonal material. At the relatively

high temperature (28—30°) the heat resistance increases, decreasing under the conditions of low temperature. Heat resistance changes proceed rapidly being readily found out during the first hour of temperature change.

Heat resistance alterations regularly change in time. After the period of drastic heat resistance increase, the significant decrease is observed. Prolonged exposure to the relatively hign temperature produces prolonged modifications ("Dauermodifikationen") expressed in the retaining of the augmented heat resistance through a large number of agamous generations.

Dependence of heat resistance upon the thermal regime is observed throughout the whole temperature scale, from the temperatures near zero up to 28—30°. Temperature coefficient (Q_{10}) of the lethal temperature effect on Paramaecium is very high, in the range between 60—100.

The heat resistance increase of Infusoria produces simultaneously the increase of its resistance to certain inadequate adverse factors (ethyl alcohol, glucose). Infusoria adapted to the high temperature show increased sensibility to cyanides.

The wide individual adaptiveness of Infusoria to the environmental conditions is a characteristic feature of their evolution, connected with their unicellular structure and agamous form of reproduction.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXVI 1957 ВЫП. 11

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ЦИКЛА РАЗВИТИЯ SCHISTOCEPHALUS SOLIDUS (CESTODA: PSEUDOPHYLLIDEA)

М. Н. ДУБИНИНА

Зоологический институт Академии наук СССР (Ленинград)

Schistocephalus solidus (Müller, 1776) в фазе плероцеркоида является широко распространенным паразитом колюшек (Gasterosteidae) и — реже — бычков семейства Cottidae и Cottocomephoridae; во взрослом состоянии встречается в кишечнике у многих рыбоядных птиц (чаек, крачек, лутков, крохалей, нырков, поганок, цапель, чистиковых и др.).

Хотя S. solidus и оказывает значительное влияние на численность колюшек (которые периодически гибнут в массовом количестве от эпизоотий, вызываемых этим паразитом), практически это роли не играет, так как колюшка промыслового значения не имеет. Изучение этого паразита представляет большой теоретический интерес для выяснения филогенетических взаимоотношений червей подсемейства Ligulinae Lühe, куда относятся такие хозяйственно важные паразиты, как ремнецы рода Ligula Bloch и Digramma Cholodkowsky, вызывающие массовые эпизоотии среди промысловых видов карповых рыб. Именно это и побудило нас, одновременно с изучением ремнецов (Дубинина, 1950, 1953, 1955, 1957а), детально заняться биологией и морфологией S. solidus на всех фазах его жизненного цикла (Дубинина, 1957).

Характерной и исключительно интересной особенностью S. solidus является не только высокая организация его половой системы уже в личиночной фазе — плероцеркоида, что наблюдается и у ремнецов, но и полное расчленение его тела во втором промежуточном хозяине, что у всех остальных членистых цестод происходит только в фазе взрослого червя в окончательном хозяине.

Степень морфологического развития S. solidus в фазе плероцеркоида во втором промежуточном хозяине — рыбе так высока, что близка к состоянию неотении; в окончательном хозяине у червей происходит лишь формирование яиц.

Цикл развития S. solidus изучался по частям разными авторами (M. E. Bloch, 1782; P. C. Abildgaard, 1790; Fr. Kiessling, 1882; H. Schauinsland, 1885; O. Nybelin, 1919; J. Callot and C. Desportes, 1934; L. J. Thomas, 1947; C. A. Hopkins and J. D. Smyth, 1951 и др.) и окончательно был выяснен в 1919 г., когда Нибелин экспериментально установил, что первыми промежуточными хозяевами S. solidus, как и многих других Diphyllobothriidae, являются веслоногие рачки (Copepoda).

В настоящее время английские ученые (J. D. Smyth, 1950, 1952, 1953, 1954, 1956; C. A. Hopkins, 1950, 1952, A. S. Clarke, 1953, 1954) проводят очень крупные исследования с S. solidus, как исключительно удобным объектом для проведения экспериментальных работ по изучению физиологии, обмена веществ и особенностей развития этого паразита in vitro.

Нами в течение 1956 и 1957 гг. проводилось экспериментальное изучение (во времени) полного цикла развития S. solidus (рис. 1), начиная с фазы плероцеркоида, взятого из колюшек в природе, и кончая плероцеркоидами, экспериментально развившимися в рыбе. Исходный материал для этой работы в большем количестве добывался из трехиглой (Gasterosteus aculeatus L.) и в меньшей мере из девятииглой (Pungitius pungitius L.) колюшек Финского залива. Для морфологического изучения плеро-

церкоидов были использованы также фиксированные материалы из трехиглой колюшки оз. Дальнее (Камчатка) и из бычков: Cottus gobio L. из Сямозера (Карелия) и Дуная, C. kneri Dybow., C. kessleri Dybow. и Batrachocottus baicalensis (Dybow.) из оз. Байкал и Cottus kaganowskii Berg из залива Лаврентия (Камчатка). Материалы эти были любезно предоставлены нам Е. В. Жуковым, Е. А. Коряковым, Ю. К. Петрушевским, Ю. А. Стрелковым и С. С. Шульманом. Кроме того, были изучены два экземпляра S. solidus, обнаруженные в сборах П. П. Козлова (1900) из гольца (Nemachilus crassus Nik.) из оз. Алык-Нор.

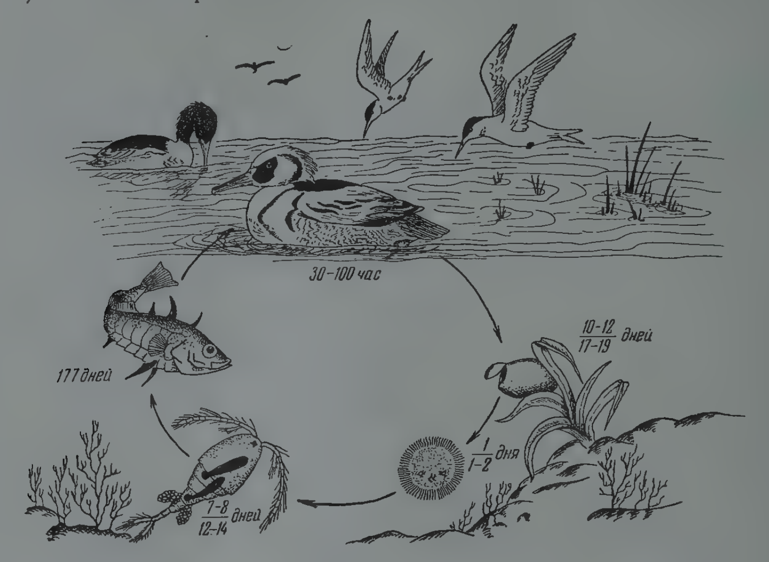


Рис. 1. Жизненный цикл и сроки развития Schistocephalus solidus (Müller, 1776)

В знаменателе — сроки развития данных фаз при температуре 22—25°, в числителе — при температуре 16—18°

Развитие взрослых червей в различных теплокровных животных

Основываясь на морфологических особенностях плероцеркоида S. solidus (развитая половая система и расчленение тела) и на опытах Клерка (A. S. Clarke, 1953) и Смита (L. D. Smyth, 1950) по возможному созреванию их в различных животных (в кишечнике голубей и в полости тела мыши) и в искусственных средах, а также по аналогии с развитием ремнецов можно было предположить, что S. solidus, как и ремнецы, в фазе взрослого червя является мало специфичным паразитом и может развиваться во многих теплокровных животных.

В связи с этим были поставлены опыты по заражению плероцеркоидами S. solidus из трехиглых колюшек различных видов птиц и домашней кошки (см. таблицу), а также проведена серия опытов по созреванию плероцеркоидов в растворе Рингера для теплокровных в термостате при температуре 40—41°, т. е. при температуре тела птиц.

С птицами было проведено всего 33 опыта, из них девять опытов — с домашними утками, два — с молодыми домашними курами, 17 — с сизыми голубями, четыре — с обыкновенными скворцами и один — с белобровым дроздом; в этих опытах участвовало 165 экз. плероцеркоидов. С кошкой было проведено два опыта с 12 плероцеркоидами и с развитием в растворе Рингера — 18 опытов с 40 плероцеркоидами.

Для выяснения более точного срока развития плероцеркоидов во взрослых половозрелых червей, продуцирующих яйца, опыты с утками и голубями проводились сериями с промежутками между сроками развития червей в 5 час., т. е. плероцеркоиды находились в птице в течение 5, 10, 15 и т. д. часов до появления у них яиц.

В большинстве случаев одно животное использовалось для двух опытов, поставленных на разный срок развития, т. е. животное заражалось дважды; первый раз на более длительный срок развития, а через определенный промежуток времени (15—20 час.) — на более короткий срок (утки одновременно заражались на срок развития в 25 и 5 час., на 30 и 10 час., на 35 и 15 час., на 40 и 20 час.). Это позволяло при вскрытии подопытного животного по степени развития (функциональное состояние половых желез, нали-

Результаты экспериментального заражения различных животных плероцеркоидами S. solidus

Виды подопытных животных	№ опыта	Всего экз.	Колич. введенных плероцеркоидов	Продолжительность развития (часов)	Результаты заражения		Дальнейшее развитие яиц до фазы корацидия	
					число обнаруженных червей	степень их зрелости	число опытов	результаты*
Утка домашняя (Anas platyrhynchus L.)	4а	5	5	5	4	без яиц		
	5а		5	10	5	„ „		
	6а		5	15	5	„ „		
	7а		5	20	4	„ „		
	4		4	25	4	с яйцами	1	1—
	5		5	30	4	„ „	2	2+
	6		5	35	4	„ „	2	2+
	7		5	40	5	„ „	2	2+
	2		8	43	5	„ „	7	7+
Голубь сизый (Columba livia Gm.)	15а	10	5	5	4	без яиц		
	16а		5	10	1	„ „		
	17а		5	15	0	—		
	30а		5	15	0	—		
	18а		5	20	1	без яиц		
	19а		4	25	1	с яйцами	1	1—
	15		5	30	5	„ „	2	2+
	16		5	35	3	„ „	2	1+, 1(?)
	17		5	40	1	„ „	1	1+
	18		5	45	1	„ „	1	1+
	31а		5	45	5	„ „	4	3+, 1—
	19		5	50	3	„ „	1	1 (?)
	30		5	65	1	„ „	1	1 (?)
	20		8	70	1	с яйцами	2	2 (?)
	21		7	80	1	„ „	1	1+
	22		7	90	1	„ „	1	1—
	31		5	95	0	—	—	
Кура домашняя (Gallus gallus L.)	8	2	3	32	1	с яйцами	0	
	3		5	43	2	„ „	3	3+
Дрозд белобровый (Turdus musicus L.)	1	1	5	26	5	с яйцами	2	2—
Скворец обыкновенный (Sturnus vulgaris L.)	32а	2	3	15	3	без яиц		
	33а		4	45	4	с яйцами	3	1+, 2(?)
	32		3	45—49	1	„ „	1	1+
	33		4	95	0	—		
Кошка домашняя (Felis catus L.)	9а	1	6	30	6	с яйцами	3	3—
	9		6	54	6	„ „	3	3+

* Знаком + обозначено развитие яиц до фазы корацидия, знаком — отсутствие развития.

чие или отсутствие в матках яиц) находимых в нем червей легко различать особей первого и второго заражения. При двукратном заражении птице одновременно давали (вводили в пищевод) три-пять инвазионных плероцеркоидов, при однократном заражении — семь-восемь плероцеркоидов.

Проведенные опыты по созреванию плероцеркоидов в кишечнике различных видов птиц и кошки, а также в растворе Рингера, во всех случаях дали положительные результаты и процент неразвившихся отдельных плероцеркоидов оказался очень небольшим.

Как видно из таблицы, процент заражения S. solidus уток оказался значительно выше, чем голубей и других птиц. Однако мы не склонны считать голубей потенциально физиологически менее подходящими хозяевами, чем уток, так как развитие в них плероцеркоидов до половозрелого состояния происходит в тот же срок, развившиеся черви морфологических

отклонений не имеют и дают яйца, в дальнейшем нормально развивающиеся в корацидиев.

Полученную нами разницу в результатах заражения различных птиц можно объяснить чисто механическими причинами — неодинаковой величиной кишечника при одинаковом количестве даваемых при заражении червей. Так как у уток кишечник длиннее, чем у других птиц, плероцеркоиды имеют бо́льшие возможности, преодолевая перистальтику кишечника, прикрепиться ботрием к его стенке; кишечник же голубей и скворцов значительно короче, и плероцеркоиды, зачастую не успев прикрепиться к его стенке, вследствие перистальтики выносятся наружу.

Опыты показали, что созревание плероцеркоидов S. solidus в птицах (утках и голубях) до половозрелых червей занимает 25 час., а не 36 час., как это обычно указывается в литературе. Правда, первые яйца, появляющиеся в это время в матках червей, в большинстве случаев оказываются неоплодотворенными и в дальнейшем не развиваются. Оплодотворенные яйца у червей, развивающихся в птицах, появляются на 30-м часу их развития.

Созревание S. solidus в кошках, у которых температура тела на 4—6° ниже, чем у птиц, занимает 30 час., а полноценные яйца, развивающиеся в дальнейшем в корацидиев, появляются несколько позже.

Развитие инвазионных плероцеркоидов в растворе Рингера при температуре 40—41° занимает то же время, что и в млекопитающих, т. е. яйца в червях появляются на 30-м часу. Однако оплодотворение червей в растворе Рингера осуществляется в незначительной степени и чаще всего не раньше, чем на 40—43-й или на более поздних часах развития. Это происходит потому, что нормальное оплодотворение у S. solidus осуществляется в условиях плотного соприкосновения дорсальной поверхности червя (где располагаются половые отверстия) с эластической поверхностью стенки кишечника хозяина; при этом сперма, вытолкнутая из отдельных члеников, движением циррусов продвигается вдоль стробилы и попадает в вагину соседних члеников (Смит, 1954). Для того чтобы добиться нормального оплодотворения у S. solidus, развивающихся в искусственной среде, Смит проводил опыты по созреванию червей в специальных эластических целлюлозных изогнутых трубках, которые заменяли кишечник хозяина. В наших опытах с развитием в растворе Рингера S. solidus находились в стеклянных колбах, где, несомненно, нормальных условий для их оплодотворения не было, однако последнее осуществлялось, хотя и в меньшей степени. Это происходило при одновременном развитии нескольких червей за счет соприкосновения поверхностей червей друг с другом, а при развитии в колбе одного червя — за счет соприкосновения одной части стробилы с другой, что мы и наблюдали в наших опытах.

В растворе Рингера развивались не только целые инвазионные плероцеркоиды, но и отдельные их куски и молодые плероцеркоиды, еще неинвазионные для птиц. При этом, как было выяснено, до половозрелых червей развиваются только те молодые плероцеркоиды, у которых уже закончился процесс расчленения стробилы; более молодые плероцеркоиды в растворе Рингера гибнут.

Продолжительность жизни S. solidus в окончательном хозяине невелика. В птицах черви находятся не более 100 час. с момента их заражения, после чего, отложив бо́льшую часть своих яиц, они выводятся наружу. В растворе Рингера черви на 114-м часу развития, освободив полностью свои матки от яиц, погибают.

Проведенные опыты по развитию плероцеркоидов S. solidus во взрослых половозрелых червей убедительно подтвердили, что паразит этот в фазе взрослого червя является малоспецифичным и может развиваться и достигать половой зрелости не только во многих птицах и в млекопитающих, но и при температуре 40—41° — даже в колбе с раствором Рингера.

Основным фактором, обусловливающим его развитие на этой фазе, является температура, которая должна соответствовать температуре тела теплокровного животного.

Питательная среда для созревания S. solidus не обязательна, так как плероцеркоиды его (как и у ремнецов) богаты питательными запасами, а созревание их, в связи с исключительно развитым состоянием половых желез уже на фазе плероцеркоида, происходит в очень короткий срок.

Развитие яиц и выход из них корацидиев

Яйца S. solidus, полученные из червей, экспериментально развившихся в кишечнике различных видов птиц и в кишечнике кошки, а также в колбах с раствором Рингера, помещались в маленькие кристаллизаторы с отстоявшейся водопроводной водой и ежедневно просматривались под микроскопом с целью наблюдения дальнейшего их развития до фазы корацидиев. Кристаллизаторы с яйцами мы помещали в различные температурные (16—18° и 22—25°) и световые условия. Ежедневно в них производили смену воды. Всего было проведено 65 опытов по развитию яиц, из них: 40 опытов с яйцами, полученными из червей, развившихся в птицах, шесть опытов — из червей, развившихся в кошке (см. таблицу), и 19 опытов — из червей, развившихся в растворе Рингера. Во всех трех случаях развитие яиц в большинстве опытов доходило до фазы корацидия.

Было выяснено, что первые яйца, появляющиеся у червей на 25-м часу развития в птице (см. таблицу, опыты 1, 4 и 19а) и на 30-м часу развития в кошке (см. таблицу, опыт 9а), оказываются неоплодотворенными и в дальнейшем корацидиев не дают. Не развиваются также последние абортивные яйца, появляющиеся у червей на 90-м часу их развития в птицах (см. таблицу, опыт 22).

Из 19 опытов по развитию яиц из червей S. solidus, достигших половой зрелости в растворе Рингера, только шесть дали отрицательные результаты, а во всех остальных отмечалось, хотя и незначительное (не более 5—15%), вылупление нормальных корацидиев.

В результате опытов установлено, что развитие яиц в одинаковых условиях одного кристаллизатора идет очень неравномерно, особенно при низких температурах. Такое неравномерное развитие яиц, взятых из одного червя, возможно, зависит от различных условий созревания их в разных члениках одной стробилы, из которых они брались для опыта (обычно мы брали яйца одновременно из передней, средней и задней частей стробилы).

Сроки развития яиц до фазы корацидия зависят от температуры. При температуре 22—25° вылупление первых корацидиев происходит на 10—12-й день развития; при температуре 16—18° первые корацидии появляются только на 17—19-й и даже на 20-й день развития. Степень освещения и даже полное отсутствие света на развитие яиц влияния не оказывает, и корацидии в опытах, проведенных в условиях полной темноты, развивались в те же сроки, что и в опытах на свету.

Однако вылупление корацидиев из яиц у S. solidus, как и у других Pseudophyllidae, возможно лишь на свету. Если при проведении опытов возникает необходимость задержать во времени вылупление корацидиев, достаточно кристаллизаторы с яйцами, в которых находятся развившиеся корацидии, поместить в темное место, и вылупление последних прекратится.

Корацидии S. solidus морфологически несколько отличаются от таковых ремнецов. Онкосфера, находящаяся в оболочке корацидия, имеет вытянутую форму и очень подвижна. При температуре 22—25° корацидии живут не более суток, при снижении температуры до 16—18° жизнь их удлиняется до 2 суток.

Все опыты с корацидиями, полученными из яиц червей, развившихся

в животных, использовались для дальнейшего экспериментального проведения цикла; опыты же с корацидиями, полученными из яиц червей, развившихся в растворе Рингера, на этом прекращались.

Развитие процеркоида в различных веслоногих рачках

Как первые промежуточные хозяева для S. solidus в литературе указываются четыре вида циклопов: Acanthocyclops viridis (Jur.) (J. Callot and C. Desportes, 1934), A. bicuspidatus (Claus), Eucyclops serrulatus (Fisch.) (O. Nybelin, 1919) и Mesocyclops leuckarti Claus (L. J. Thomas, 1947). Наши опыты по заражению первых промежуточных хозяев процеркоидами S. solidus проводились с четырьмя другими видами веслоногих, а именно — с Cyclops strenuus Fisch., C. furcifer Claus, Acanthocyclops gigas (Claus) и Diaptomus gracilis Sars, которые как первые промежуточные хозяева S. solidus указываются впервые.

Всего было проведено 27 опытов. В каждом опыте участвовало не менее 20 и не более 40 экз. циклопов, одновременно двух, трех, а иногда и всех четырех видов. Последнее обстоятельство позволило наиболее объективно судить о степени возможного заражения разных видов хозяев в одинаковых условиях одного опыта.

Из 27 опытов только четыре (в которых наблюдалось слабое вылупление корацидиев) дали отрицательные результаты, в остальных 23 было получено значительное заражение всех трех видов циклопов; очень редко (всего четыре раза) и более слабое заражение наблюдалось у диаптомусов, хотя развившиеся в них процеркоиды по размерам и другим морфологическим особенностям не отличались от таковых, развившихся в циклопах. Чаще в теле циклопов развивались один-три процеркоида (у диаптомуса только один), реже количество их было больше. Так, у Acanthocyclops gigas максимальное количество развившихся в одном циклопе процеркоидов не превышало 6 экз., а у Cyclops strenuus и C. furcifer — достигало 15 экз. В последнем случае процеркоиды были мелких размеров, и зараженные ими циклопы очень быстро гибли.

Сроки развития процеркоидов в циклопах зависят от температуры. При температуре 22—25° развитие инвазионных процеркоидов происходит на 7—8-й день после заглатывания циклопом корацидиев; при снижении температуры до 16—18° развитие процеркоидов затягивается до 13—14 дней.

Инвазионные процеркоиды S. solidus, характеризующиеся четко отграниченным церкомером, заметно отличаются от процеркоидов ремнецов наличием в их теле значительно более крупных известковых зерен, размеры и количество которых увеличиваются с возрастом процеркоидов.

Зрелые процеркоиды S. solidus, в противоположность таковым ремнецов, могут находиться в теле циклопов довольно длительный срок, не теряя при этом своей инвазионной способности. В наших предыдущих работах по ремнецам (1950) было отмечено, что процеркоиды L. colymbi, развивающиеся в Microcyclops gracilis, инвазионного состояния достигают на 10-й день после проникновения онкосфер в полость тела циклопов, а на 16—17-й день уже начинают дегенерировать. В опытах с. S. solidus зрелые процеркоиды находились в теле циклопа до 47 дней без видимых признаков дегенерации.

Полученные в циклопах зрелые процеркоиды частично были использованы для морфологического изучения различных стадий их развития; большинство же зараженных процеркоидами циклопов участвовало в дальнейших опытах по заражению рыб плероцеркоидами Schistocephalus.

Развитие плероцеркоидов в колюшках

Изучение плероцеркоидов проводилось на большом разновозрастном материале, собранном из трехиглых и девятииглых колюшек Финского за-

лива и других водоемов Советского Союза, а также на плероцеркоидах, полученных в результате экспериментального заражения рыб.

По экспериментальному заражению рыб плероцеркоидами было проведено 20 опытов, из них 16 — с девятииглыми и четыре — с трехиглыми колюшками. Все рыбы заражались процеркоидами, полученными в циклопах в результате развития корацидиев из яиц, исходным материалом которых были плероцеркоиды из трехиглой колюшки. Каждой рыбе (свободно или вместе с мотылем) скармливалось от двух до пяти циклопов, зараженных в сумме тремя-семью (реже бо́льшим количеством — 10, 11, 13, 13 и 21) инвазионными процеркоидами в возрасте от 11 до 34 дней. Положительные результаты были получены только в трех опытах (с трехиглыми колюшками), которые дали 13 экспериментально развившихся плероцеркоидов, из них: два — в возрасте 72—75 дней, три — в возрасте 112—114 дней, два — в возрасте 145 дней и шесть — в возрасте 177 дней.

Выяснено, что закладка половой системы у плероцеркоидов S. solidus начинает происходить приблизительно с 30—35-го дня их развития в полости тела рыбы, чему предшествует предварительный рост тела паразита. Первые половые комплексы у S. solidus, как и у ремнецов, образуются не последовательно один за другим, начиная с переднего конца стробилы (как это наблюдается у других членистых Cestoda), а одновременно на большем участке средне-задней части тела; затем с дальнейшим ростом червя процесс этот последовательно распространяется к переднему и заднему концам стробилы. Половые комплексы (яичник + половые протоки) первоначально закладываются в виде отдельных групп клеток, расположенных в один продольный ряд в центральной части паренхимы. Одновременно с появлением зачатков половых комплексов происходит и процесс расчленения червя. Первые бороздки между члениками появляются в той же средней части червя и постепенно распространяются к обоим концам стробилы (рис. 2). Процесс расчленения тела у плероцеркоидов S. solidus заканчивается на 72—75-й день развития их в рыбе. Однако к этому времени органогенез половой системы у них оказывается далеко не законченным, и плероцеркоиды на этой стадии (как показали наши опыты по содержанию их в растворе Рингера при температуре 40—41°) являются не инвазионными для теплокровных животных.

Дальнейшее развитие плероцеркоидов сводится к органогенезу половых желез и формированию половых протоков. Первыми закладываются семенники, располагающиеся в срединной части паренхимы, немного позже с наружной стороны внутреннего слоя продольных мышц появляются желточники, и последними у основания каждого полового зачатка формируются яичники. При этом черви сильно растут, но количество члеников в их стробиле увеличивается лишь очень незначительно — за счет образующихся новых члеников на заднем конце тела. Инвазионного состояния плероцеркоиды S. solidus достигают тогда, когда у них полностью заканчивается органогенез всей половой системы.

Так, плероцеркоиды, развивавшиеся в трехиглой колюшке в течение 4 месяцев (112—114 дней), хотя и имели вполне сформированные половые железы, но с недостаточно четко ограниченными половыми протоками, инвазионного состояния еще не достигали и при скармливании их утке погибали и переваривались. В наших опытах инвазионными оказались плероцеркоиды, развивавшиеся в трехиглой колюшке в течение 6 месяцев (177 дней). Органогенез половой системы у них был полностью закончен, и при скармливании их чайке (Larus fuscus L.) плероцеркоиды развивались до половозрелых червей с яйцами.

При изучении плероцеркоидов из трехиглой и девятииглой колюшек, из разных видов бычков и из гольца выяснилось, что количество члеников у инвазионных плероцеркоидов Schistocephalus из разных видов рыб довольно сильно варьирует. Построенные на этом материале вариационные кривые (рис. 3) показывают, что меньшее количество члеников, как пра-

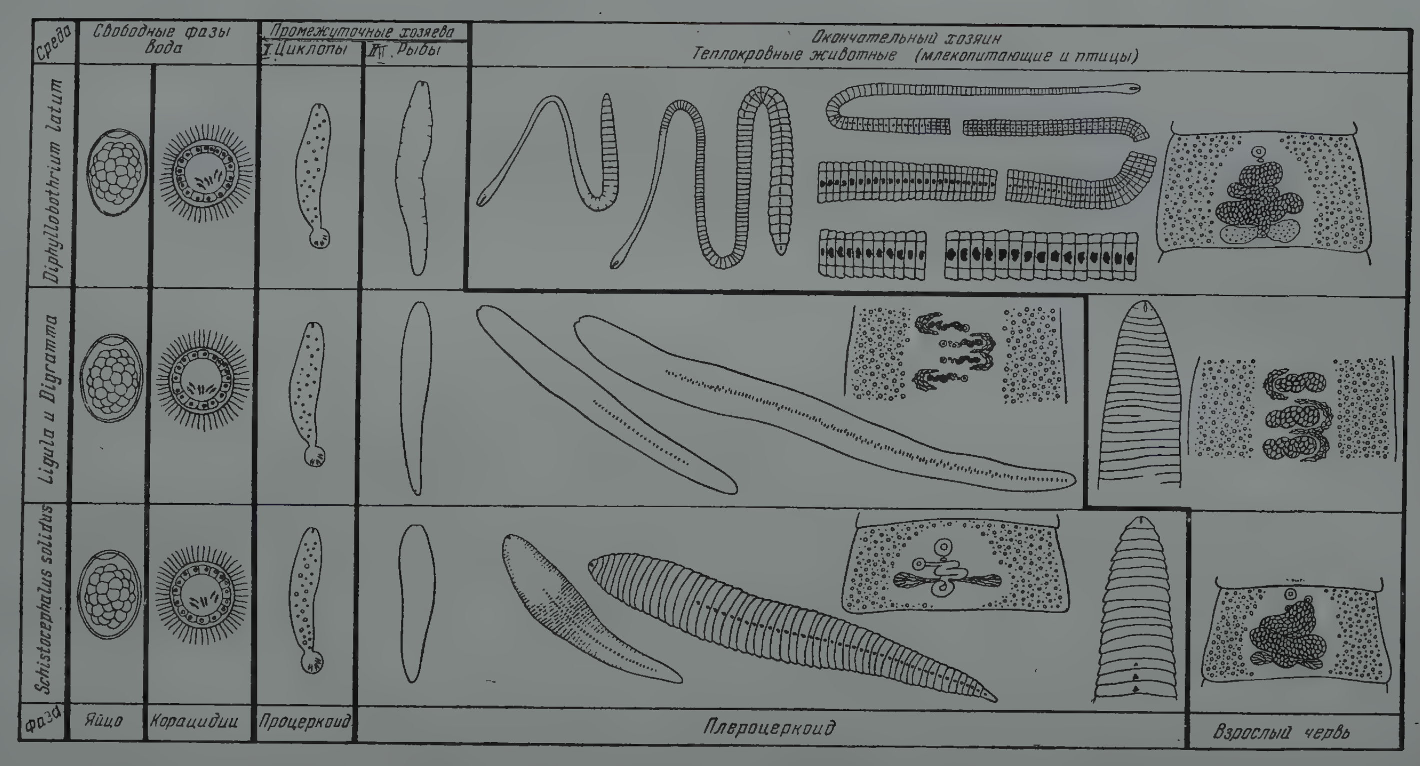


Рис. 2. Степень морфологического развития представителей некоторых Diphyllobothriidae на разных фазах их жизненного цикла

вило, обнаруживается у плероцеркоидов из девятииглой колюшки, больше их у плероцеркоидов из трехиглой колюшки и из разных видов бычков и особенно много — у плероцеркоидов из гольцов.

Так, при исследовании 66 инвазионных плероцеркоидов из девятииглых колюшек было установлено, что количество члеников в их стробиле варьирует от 65 до 95, но чаще встречаются особи с 75—85 члениками. У плероцеркоидов из трехиглой колюшки (исследовано 142 экз.) количество члеников в стробиле варьирует от 80 до 150, но чаще встречаются особи с 110—120 члениками. Такое же или несколько большее количество члеников обнаруживается у плероцеркоидов из разных видов бычков (из Cottus kaganowskii от 96 до 134, из C. gobio от 108 до 175, из C. kneri от 138 до 190 и из C. kessleri — 162). Плероцеркоиды же из гольцов (Nemachilus crassus) имели 230 и более 235 члеников (рис. 3).

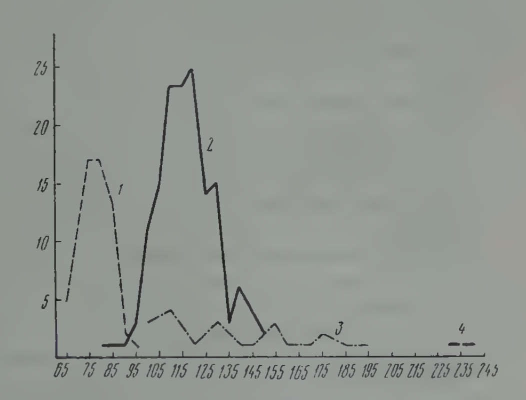


Рис. 3. Вариационные кривые количества члеников в стробилах S. solidus из разных видов рыб

По оси абсцисс — количество просчитанных стробил, по оси ординат — количество члеников в стробиле. *1* — из девятииглой колюшки, *2* — из трехиглой колюшки, *3* — из разных видов бычков, *4* — из гольцов

Так как материала по плероцеркоидам Schistocephalus из бычков и гольцов еще очень мало, судить о характере их членистости пока трудно. Что же касается плероцеркоидов из трехиглой и девятииглой колюшек, взятых из одного водоема, то здесь различие в количестве члеников не является случайным и, несомненно, имеет свои причины. Это не связано с различием в размерах самих рыб и объемом их полости тела, где развиваются плероцеркоиды, так как и из трехиглой и из девятииглой колюшек основная масса исследованных инвазионных плероцеркоидов была одинаковых размеров. Исходя из этого, можно сделать два предположения: 1) на характер расчленения плероцеркоида S. solidus могут оказывать влияние различные своеобразные биохимические особенности разных видов рыб, в которых этот плероцеркоид развивается; 2) S. solidus имеет две формы или два подвида, которые на чрезвычайно сложной и наиболее продолжительной фазе плероцеркоида (характеризующейся у этого вида сложным органогенезом половой системы) могут развиваться только в специфических условиях разных видов рыб.

Описанные выше цикловые опыты (от плероцеркоидов, взятых из рыб в природе, до плероцеркоидов, экспериментально развившихся в рыбах) имели также и специальное назначение — выяснить возможность развития формы S. solidus из трехиглой колюшки в девятииглых колюшках. На последнем этапе всего цикла в опытах участвовало 16 девятииглых и для контроля — четыре трехиглых колюшки. Все рыбы содержались в одинаковых условиях и заражались по единой методике (см. выше). В результате формой S. solidus из трехиглой колюшки заразились только три трехиглые колюшки, а все 16 участвующих в опытах девятииглых и одна трехиглая колюшки оказались незараженными. Итак, опыты в какой-то мере подтверждают второе предположение о наличии двух подвидов Schistocephalus (которые можно было бы назвать S. solidus gasterosteus и S. s. pungitius), однако мы не считаем возможным решить этот вопрос без проведения более многочисленных дополнительных опытов

по перекрестному заражению формой Schistocephalus из трехиглых колюшек девятииглых колюшек и формой Schistocephalus из девятииглых колюшек трехиглых колюшек.

Касаясь систематического положения Schistocephalus Creplin, необходимо отметить, что род этот, как и оба близких ему рода ремнецов — Ligula Bloch и Digramma Cholodkowsky на основании морфологического строения половой системы у взрослых червей и общей схемы цикла развития объединяется с родами лентецов в одно семейство Diphyllobothriidae Lühe.

Однако подробный анализ морфологического развития представителей этих родов на всех фазах их жизненного цикла показывает, что по характеру развития представители родов Schistocephalus, Ligula и Digramma принципиально отличаются от представителей рода Diphyllobothrium и других лентецов и должны быть выделены в самостоятельное семейство.

Если на ранних фазах цикла (яйцо, корацидий и процеркоид) развитие у представителей всех этих родов качественно протекает более или менее одинаково, в фазе плероцеркоида у широкого лентеца, с одной стороны, и у ремнецов и Schistocephalus, с другой, наблюдаются наибольшие расхождения в процессе онтогенетического развития (рис. 2).

В то время как у широкого лентеца развитие плероцеркоида ограничивается лишь соматическими тканями, у ремнецов и Schistocephalus в фазе плероцеркоида происходят очень сложные и важные процессы органогенеза половой системы, а у Schistocephalus — и процесс расчленения стробилы, который у всех ленточных червей, в том числе и у ремнецов (у которых наблюдается частичное ложное расчленение переднего конца тела) осуществляется только в фазе взрослого червя в окончательном хозяине. У ремнецов и Schistocephalus, в противоположность лентецу, развитие половой системы происходит не в окончательном хозяине, а во втором промежуточном; в результате этого созревание плероцеркоида во взрослого червя в окончательном хозяине сводится к образованию яиц и занимает лишь несколько часов, в то время как у лентецов оно сопряжено с полным органогенезом половой системы и занимает не менее 12—14 дней (рис. 2).

Основываясь на указанных особенностях в развитии ремнецов и Schistocephalus, а также на характере закладки и развития у них половых комплексов и расчленения тела, протекающих принципиально отлично от этих же процессов у лентецов, мы считаем, что Schistocephalus филогенетически очень близок к ремнецам, а не к Diphyllobothrium, как это утверждает Безубик (Bezubik, 1953). Последний, не учитывая особенностей в развитии червей и строении их прикрепительного аппарата, только на основании чисто морфологического сходства половой системы у взрослых особей и наличия у них настоящей членистости выделяет Schistocephalus из подсемейства Ligulinae Lühe, 1899, где находятся ремнецы, и помещает вместе с лентецами в подсемейство Diphyllobothriinae Lühe, 1910, предлагая оба подсемейства считать самостоятельными семействами.

Такое отделение Schistocephalus от ремнецов мы считаем ошибочным, так как, хотя этот червь и имеет сходное с представителями Diphyllobothriinae строение матки и настоящую членистость, характер образования этих структур совершенно иной, чем у Diphyllobothriinae, и сходен с подобными процессами, происходящими у ремнецов. Кроме того, на принципиально другой характер членистости у Schistocephalus указывает также строение выделительной системы, которая, как и у ремнецов, независимо от членистости тела, имеет общее сетчатое строение без обычных поперечных комиссур, находящихся в каждом членике и соединяющих продольные выделительные стволы у всех типичных членистых цестод, в том числе и у Diphyllobothriinae.

Далее, у типичных Diphyllobothriinae прикрепительный аппарат пред-

ставлен двумя настоящими ботриями, расположенными на хорошо отграниченном сколексе, а у представителей родов Ligula, Digramma и Schistocephalus сколекса нет и прикрепление червя осуществляется при помощи одного терминального углубления, находящегося на первом членике стробилы.

Все вышесказанное позволяет нам принятое ранее (Ch. Joyeux et J. G. Baer, 1936) разделение интересующих нас цестод на лентецов — Diphyllobothriinae и ремнецов — Ligulinae (куда относят и Schistocephalus) считать правильным. Более того, перечисленные отличия в онтогенетическом развитии червей этих подсемейств, а главное, принципиально иной характер закладки половых комплексов и расчленения стробилы (рис. 2) дают право считать их самостоятельными семействами — Ligulidae (Lühe, 1899) с родами Ligula Bloch, 1782, Digramma Cholodkowsky, 1914, и Schistocephalus Creplin, 1829, и Diphyllobothriidae Lühe, 1910, с родами Diphyllobothrium Cobbold, 1858, Diplogonoporus Lönnberg, 1892, Paramicocephalus Monticelli, 1890, и другими мало изученными родами.

Литература

Дубинина М. Н., 1950. Новые данные о морфологии и биологии представителей рода Ligula, Зоол. журн., т. XXIX, вып. 5.— 1953. Специфичность у ремнецов на разных фазах их жизненного цикла, Паразитол. сб. ЗИН АН СССР, т. XV.— 1955. Современное состояние изучения ремнецов фауны СССР, VIII совещ. по паразитол. проблемам, Тезисы. докл., Изд-во АН СССР.— 1957. Экспериментальное исследование развития Schistocephalus solidus (Müll.), IX совещ. по паразитол. проблемам Тезисы докл., Изд-во АН СССР. — 1957а. Современное состояние изучения ремнецов фауны СССР, Паразитол. сб. ЗИН АН СССР, т. XVII.

Abildgaard P. C., 1790. Almindelige Betragtninger over Indvolde-Orme, Bemaerkninger ved Hundsteilens Baendelorm, og Beskrivelse med Figurer af nogle nye Baendelorme, Skr. Nat. Selsk., vol. I.

Bezubik B., 1954. Digramma interrupta Rud., 1810 (Ligulidae f. n.), Acta parasitol. Polon, vol. I, fasc. 18.

Bloch M. E., 1782. Abhandlung von der Erzeugung der Eingeweidewürmer und den Mitteln wider dieselben, Berlin.

Callot J. and Desportes C., 1934. Sur le cycle évolutif de Schistocephalus solidus (O. F. Müller), Ann. Parasitol., Hum. comp., t. XII, No. 1.

Clarke A. S., 1953. Maturation of the Plerocercoid of the Pseudophyllidean Cestode Schistocephalus solidus in alien Hosts, Exptl. Parasitol., vol. II, No. 3.— 1954. Studies on the life cycle of the Pseudophyllidean Cestode Schistocephalus solidus, Proc. Zool. Soc., London, vol. 124, part. 2.

Hopkins C. A., 1950. Studies on cestode metabolism. I. Glycogen metabolism in Schistocephalus solidus in vivo, J. Parasitol.,vol. 36, No. 4.— 1952. Studies on cestode metabolism. II. The utilization of Glycogen by Schistocephalus solidus in vitro, Exptl. Parasitol., vol. 1, No. 2.

Hopkins C. A. and Smyth J. D., 1951. Notes on the morphology and life history of Schistocephalus solidus (Cestoda : Diphyllobothriidae), Parasitology, vol. 41, No. 3-4.

Joyeux Ch. and Baer J. G., 1936. Fauna de France. 30. Cestodes, Office Centrale de Faunistique, Paris.

Kiessling Fr., 1882. Ueber den Bau von Schistocephalus dimorphus Crepl. u. Ligula simplicissima Rud., Arch. Naturgesch., 48. Jg., I. Bd.

Nybelin O., 1919. Zur Entwicklungsgeschichte von Schistocephalus solidus (O. F. Müll.), Zbl. Bakt. Parasitenk. (Orig. Abt. I), Bd. 83.

Schauinsland H., 1885. Die embryonale Entwicklung der Bothriocephalen, Zschr. Naturwiss., Bd. 19.

Smyth J. D., 1950. Studies on tapeworm physiology. V. Further observations on the maturation of Schistocephalus solidus under sterile conditions in vitro, J. Parasitol., vol. 36, No. 4.—1952. Studies on tapeworm physiology. VI. Effect of temperature on the maturation in vitro of Schistocephalus solidus, J. Exptl. Biol., vol. 29, No. 2.— 1953. Fertilization on the cestode Schistocephalus solidus in vitro, J. Parasitol., vol. 39, No. 5.—1954. Studies on tapeworm physiology. VII. Fertization of Schistocephalus solidus in vitro, Exptl. Parasitol., vol. III, No. 1.—1956. Studies on tapeworm physiology. IX. A histochemical study of eggshell formation in Schistocephalus solidus (Pseudophyllidea), Exptl. Parasitol., vol. V, No. 6.

Thomas L. J., 1947. Notes on the life cycle of Schistocephalus sp., a tapeworm from gulla, J. Parasitol., vol. 33, No. 6, Sect. 2 (Suppel.).

EXPERIMENTAL STUDY OF THE LIFE CYCLE OF SCHISTOCEPHALUS SOLIDUS (CESTODA : PSEUDOPHYLLIDEA)

M. N. DUBININA

Zoological Institute of the Academy of Sciences of the USSR

(Leningrad)

Summary

Characteristic peculiarity of S. solidus is its full segmentation of the body in the second intermediate host, which in all the other Cestodes takes place only in adult worms in their definitive hosts. Due to the above-mentioned fact the parasite is not specific at the stage of the adult worm and, according to the experimental data, may undergo development not only in the intestines of many animals (Anas platyrhynchus L., Columba livia Gm., Gallus gallus L., Sturnus vulgaris L., Turdus musicus L., Felis catus L.), but in Ringer solution at the temperature of 40—41° as well. The temperature is the principal factor determining the development, and it has to correspond to the body temperature of warm-blooded animals. Developmental periods of coracidiae in the eggs also depend upon the temperature. Coracidiae hatch on the 10—12th day at the temperature 22—25°, but only on the 17—19th day at the temperature 16—18°.

It has been experimentally found that besides the well known Copepoda: Acanthocyclops viridis (Jur.), A. bicuspidatus (Claus), Eucyclops serrulatus (Fisch.) and Mesocyclops leuckarti Claus, the following species may also serve as the first intermediate host of S. solidus: Acanthocylops gigas (Claus), Cyclops strenuus Fisch., C. furcifer Claus and Diaptomus gracilis Sars.

The development of the procerkoids up to the state of invasion takes place in the cyclops in 7—8 or 13—14 days at the temperature 22—25 or 16—18°, respectively. It has also been experimentally shown that the formation of the genital system begins in the plerocercoids on the 30—35th day of their development in a fish. Plerocercoids attain the state of invasion on the 177th day.

Morphological analysis of S. solidus has shown the number of the segments in plerocercoids taken of different fishes (Pungitius pungitius L., Gasterosteus aculeatus L., Cottus gobio L., C. knerii Dybow., C. kessleri Dybow., C. kaganowskii Berg., Batrachocottus baicalensis Dybow. and Nemachilus crassus Nik.) to be very variable. Cycle experiments on the infection of Pungitius pungitius and Gasterosteus aculeatus with the form Schistocephalus from G. aculeatus have proved the supposition on the existence of two independent subspecies of S. solidus in the above fishes, but the author refrains from the terminate solution of this problem requiring numerous experiments.

Analysis of the morphological development of the representatives of the family Diphyllobothriidae Lühe, 1910, at all their stages of the life cycle shows that species of the genera Schistocephalus, Ligula and Digramma differ principally in the development of their genital system, growth, body segmentation and other morphological and biological peculiarities from the other representatives of Diphyllobothriidae, so that they have to be separated from this family into an independent family Ligulidae.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXVI 1957 ВЫП. 11

К ФАУНЕ МНОГОЩЕТИНКОВЫХ ЧЕРВЕЙ (POLYCHAETA) АРКТИКИ И АНТАРКТИКИ

П. В. УШАКОВ

Зоологический институт Академии наук СССР (Ленинград)

I. МНОГОЩЕТИНКОВЫЕ ЧЕРВИ (POLYCHAETA) ИЗ ЦЕНТРАЛЬНЫХ РАЙОНОВ АРКТИКИ ПО СБОРАМ ДРЕЙФУЮЩИХ ПОЛЯРНЫХ СТАНЦИЙ 1950—1955 гг.

Дрейфующими полярными станциями Арктического института Главсевморпути (СП-2, СП-3, СП-4 и СП-5) в течение 1950—1955 гг. был собран, хотя и небольшой, но весьма интересный материал по многощетинковым червям из высоких широт Арктики, остававшихся до этого времени совершенно не исследованными (рис. 1). Среди обработанных мной материалов оказалось три вида пелагических многощетинковых червей — Pelagobia longicirrata Greeff, Phalacrophorus borealis Reibisch и Typhloscolex mülleri Busch, которые впервые указываются для Северного Ледовитого океана. 16 видов многощетинковых червей обнаружено в траловых сборах, выполненных небольшим шлюпочным тралом в 20 различных пунктах (восемь тралов взято на глубине свыше 2000 *м*, девять — на глубинах 1000—2000 *м* и три трала — на глубинах менее 1000 *м*). В обработанном материале оказалось три новых вида: Macellicephala longipalpa, sp. n., M. polaris, sp. n., и Melinnexis somovi, sp. n. На глубинах свыше 2000 *м* в нашем материале встречено девять видов: Macellicephala affinis Fauvel, M. longipalpa Uschakov, sp. n., M. polaris Uschakov, sp. n., Antinoëlla badia (Théel), A. sarsi Kinberg, Nephthys malmgreni Théel, Hyalopomatus claparedii Marenzeller, Apomatus globifer Théel и остатки трубок Spirorbis.

Ранее, по материалам экспедиции «Садко» 1935 и 1938 гг. на глубинах свыше 2000 *м* к северу от Новосибирского мелководья было отмечено 11 видов многощетинковых червей (по определениям Н. П. Анненковой, см. Г. П. Горбунов, 1946): Antinoëlla badia (Théel) — максимальная глубина 2500 *м*, A. sarsi (Kiberg) — 3800 *м*, Nephthys malmgreni Théel — 3800 *м*, Ammotrypane aulogaster Rathke — 2363 *м*, Myriochele heeri Malmgen — 2363 *м*, Myriochele danielsseni Hansen — 3800 *м*, Melinnexis arctica Annenkova — 3800 *м*, Polycirrus albicans Malmgren — 2500 *м*, Potamethus (=Gorbunovia) malmgreni (Hansen) — 3800 *м*, Hyalopomatus claparedii Marenzeller — 3800 *м* и Apomatus globifer Théel — 3800 *м*. В последнее время В. В. Хлебовичем (in litt.) по материалам экспедиции «Литке» 1955 г. в северной части Гренландского моря на глубинах свыше 2000 *м* обнаружено шесть видов: Macellicephala mirabilis McIntosh — максимальная глубина 4009 *м*, M. affinis Fauvel—4009 *м*, Antinoëlla badia (Théel) — 2800 *м*, Nephthys malmgreni Théel — 2800 *м*, Ophryotrocha puerilis Clap. et Meczn. — 2040 *м* и Potamethus malmgreni (Hansen) — 4009 *м*.

В итоге для глубин свыше 2000 *м* в Полярном бассейне и северной части Гренландского моря в общей сложности отмечено 17 видов: Macellicephala mirabilis, M. affinis, * M. longipalpa, * M. polaris, * Antinoëlla badia, A. sarsi, Nephthys malmgreni, Ophryotrocha puerilis, Ammotrypane aulogaster, Myriochele heeri, * M. danielsseni, * Melinnexis arctica, Polycirrus albicans, * Potamethus malmgreni, * Hyalopomatus claparedii, * Apomatus globifer, ? Spirorbis granulatus.

Почти половина всех этих видов (восемь видов — в общем списке они отмечены звездочкой) является преимущественно глубоководными арктическими видами. В своем распространении они ограничены Полярным бассейном и Гренландским морем; лишь один из них (Antinoëlla badia) заходит на юг до Скагеррака. Остальные виды — арктическо-бореальные или более широко распространенные. Значительный процент видов, ограниченных в распространении Полярным бассейном и Гренландским морем, указывает на достаточно древнее обособление этих впадин.

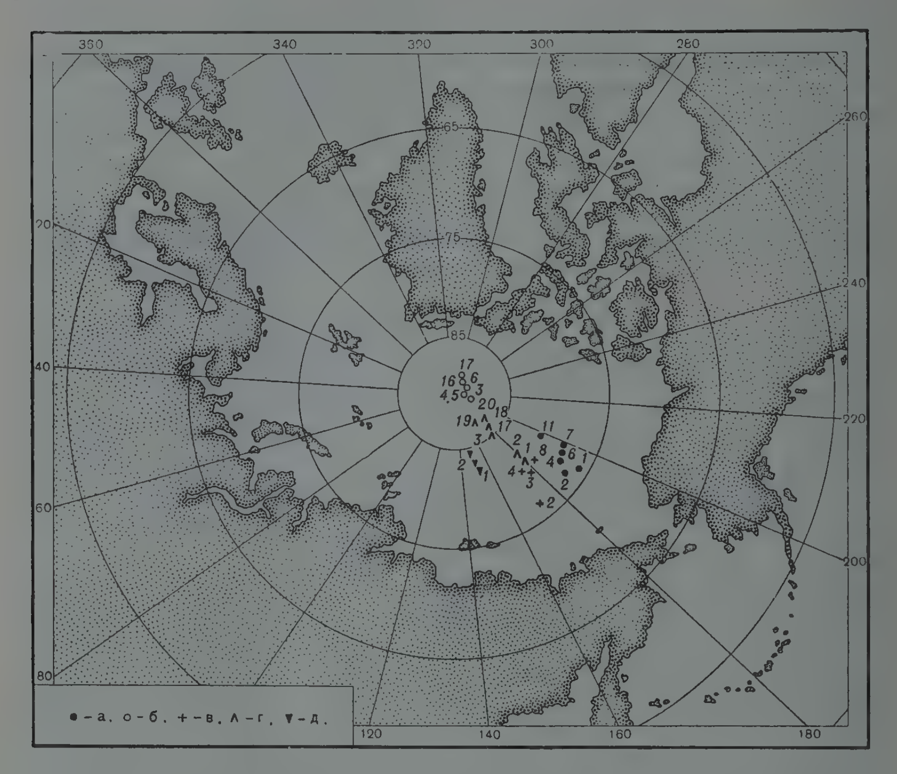


Рис. 1. Карта дрейфующих станций СП-2, СП-3, СП-4 и СП-5, на которых были обнаружены многощетинковые черви

а — СП-2, *б* — СП-3, *в* — СП-4, 1954—1955 гг., *г* — СП-4, 1955—1956 гг., *д* — СП-5

Особый интерес представляет глубоководный род Macellicephala. В Полярном бассейне насчитывается четыре вида этого рода. Из них M. mirabilis является весьма широко распространенным видом, M. affinis ранее был известен лишь с больших глубин из центральной части Атлантического океана, а M. polaris и M. longipalpa — новые виды (последний близок к M. atlantica Støp-Bowitz, 1948, описанному из северной части Атлантического океана. Из глубоководной Курило-Камчатской впадины недавно мною (Ушаков, 1955а) было описано несколько новых видов весьма близкого рода Macellicephaloides, но ни один из этих видов не встречен в Полярном бассейне. Общим видом является лишь широко распространенный M. mirabilis. Таким образом, группа видов рода Macellicephala из Полярного бассейна не обнаруживает генетических связей с фауной северной части Тихого океана, но имеет некоторые общие корни с фауной Атлантического океана. Наличие в тихоокеанской впадине Полярного бассейна эндемичного вида M. polaris свидетельствует об обособленности этой впа-

дины от остальной части Полярного бассейна. Эта обособленность связана с барьером Ломоносова, пересекающим Полярный бассейн к северу от Новосибирских островов.

Станции СП-2, СП-3, СП-4 и СП-5, на которых были обнаружены многощетинковые черви

№ станции	Дата	Координаты	Глубины в *м*	Грунт
		СП-2, 1950—1951 гг.		
1	16—17.IV	76°22′,7 с. ш., 192°21′ в.д.	1239	Коричневый ил, галька, щебень
2	22—23.V	77°44′,2 с.ш., 189°42′ в.д.	2245	Ил, галька, щебень
4	11.VII	78°23′,8 с.ш., 192°49′ в.д.	512	То же
6	19.VIII	78°51′ с.ш., 194°57′ в.д.	1435	Коричневый ил, иглы губок
7	27.IX	78°55′ с.ш., 198°02′ в.д.	863	Коричневый ил
11	31.I	80°47′,9 с.ш., 199°12′ в.д.	3622	То же
		СП-3, 1954 г.		
3	23.VII	88°12′,8 с.ш., 207°58′,3 в.д.	3384	„ „
4	11—12.VIII	89°3′ с.ш., 208°13′,6 в.д.	1225	„ „
5	12.VIII	89°03′,1 с.ш., 208°13′,6 в.д.	1227	„ „
6	18—19.X	88°41′,5 с.ш., 278°24′,7 в.д.	1741	Песчаный ил, гравий, ракушка
16	6—7.XI	88°35′,3 с.ш., 287°33′ в.д.	1418	
17	24—26.XI	88°13′,5 с.ш., 295°06′ в.д.	1468	
		СП-4, 1954—1955 гг.		
2	19.VI	76°47′ с.ш., 173°17′,4 в.д.	420	Ил
3	29—30.X	81°08′,5 с.ш., 178°13, в.д.	1694	То же
4	6—7.XI	80°30′ с.ш., 176°57′ в.д.	2352	„ „
8	25—26.III	80°31′,7 с.ш., 185°24′ в.д.	2393	Песчаный ил
		СП-4, 1955—1956 гг.		
*1a	30.V	81°12′ с.ш., 181°47′ в.д.	2237	—
2a	26—27.VI	81°52′ с.ш., 181°14′ в.д.	2315-2324	Ил
*17	22.XI	85°44′ с.ш., 181°35′ в.д.	2198	—
*18	17.XII	86°09′ с.ш., 185°15′ в.д.	3934	—
*19	20.I	87°06′ с.ш., 177°23′ в.д	3966	—
*20	17.II	86°37′ с.ш. 181°08′ в.д.	3961	—
		СП-5, 1955 г.		
1	24—25.V	83°01′ с.ш., 151°10′ в.д.	2686	Коричневый ил
2	22.VI	83°47′,8 с.ш., 150°28′ в.д.	2446	То же
3	30—31.VIII	84°39′,8 с.ш., 150°52′,4 в.д.	1555	Ил

* Звездочкой отмечены станции, на которых добыты лишь пелагические многощетинковые черви.

В связи с распространением рода Macellicephala заслуживает внимания нахождение у берегов Антарктиды весьма близкого нового рода Macelloides (см. ниже).

Список станций СП-2, СП-3, СП-4 и СП-5 приведен в таблице.

Семейство Phyllodocidae

1. Pelagobia longicirrata Greeff

Støp-Bowitz, 1948, Sc. Res. Norw. Antarctic Exp., No. 31: 4—5; Ушаков, 1957, Исследование дальневосточных морей СССР, вып. IV: 268—269.

Местонахождение. СП-4, станция 17, проба 2, горизонт 1000—300 *м*, 1 экз.; СП-4, станция 20, проба 3, горизонт 3945—905 *м*, 1 экз.

Длина тела 3 *мм*. 15 сегментов. Головная лопасть спереди притупленная, с 2 парами небольших тонких головных щупалец. Глаза коричневого цвета, с кристалликами. Щетинки с гладким стержнем и зазубренным члеником. Это первое указание о нахождении P. longicirrata в центральной части Полярного бассейна, куда он проникает с промежуточными теплыми водами из северной части Атлантического океана.

Распространение. Широко распространенный пелагический вид, указан для различных пунктов Атлантического, Индийского и Тихого океанов до Антарктики включительно; наиболее северное местонахождение этого вида — пролив Дэвиса, западное побережье Гренландии (Wesenberg-Lund, 1950, chart 9).



2. Phalacrophorus borealis Reibisch (рис. 2)

Reibisch, 1895, Ergebn. Plankton-Exped., Bd. II: 12—15, pl. I figs. 8—9, pl. VI.

Местонахождение. СП-4, станция 19, проба 1, горизонт 275—0 *м*, 1 экз.; СП-4, станция 20, проба 2, горизонт 925—275 *м*, 1 экз.

На станции 20 найден обрывок переднего конца тела, а на станции 19 — цельный экземпляр длиной 2 *мм*. Тело на переднем конце несколько расширено, к заднему концу постепенно сужается; максимальная ширина — около 0,5 *мм*. Головная лопасть спереди притупленная. Глаза отсутствуют. Глотка массивная с 2 изогнутыми хитинизированными крючками, расположенными поперечно. 2 пары небольших щупальцевидных усиков; при 2-й паре имеются 2—3 щетинки. 2 передних туловищных сегмента с редуцированными параподиями. Включая эти 2 сегмента, всего имеется 19 туловищных щетинковых сегментов. Анальная лопасть полукруглая. Параподии в виде конических выростов с пучком очень тонких и длинных сложных щетинок; конечный членик щетинок очень тонкий и длинный. Спинные подиальные усики округлой формы, короче подиальных выростов. Тело полупрозрачное, пигментных пятен не имеется.

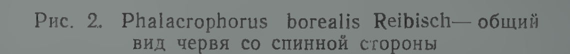


Рис. 2. Phalacrophorus borealis Reibisch — общий вид червя со спинной стороны

Распространение. Ранее был известен из северных районов Атлантического океана, моря Ирмингер и Лабрадорского течения.

Семейство Typhloscolecidae

3. Typhloscolex mülleri Busch

Reibisch, 1895, Ergebn. Plankton-Exped., Bd. II: 52—53, pl. V, figs. 1—5; Ушаков, 1955, Определители по фауне СССР, № 56: 112, рис. 14 А—В; Ушаков, 1957. Исследование дальневосточных морей СССР, вып. IV: 286.

Местонахождение. СП-4, станция 1 а, проба 5, горизонт 260—90 *м*, 2 экз.; СП-4, станция 18, проба 1, горизонт 260—0 *м*, 1 экз.; СП-4, станция 19, проба 1, горизонт 275—0 *м*, 2 экз.; СП-4, станция 20, проба 1, горизонт 275—0 *м*, обрывок.

Длина тела червя на станции 18 достигает 3 *мм*, на станции 1 — всего 1,5 *мм*. Количество сегментов у наиболее крупного экземпляра 19. Щетинки относительно далеко выступают наружу.

Typhloscolex mülleri — впервые указывается для Полярного бассейна.

Распространение. Широко распространенный пелагический вид; встречается в Атлантическом океане до Антарктики включительно, а также в Тихом океане.

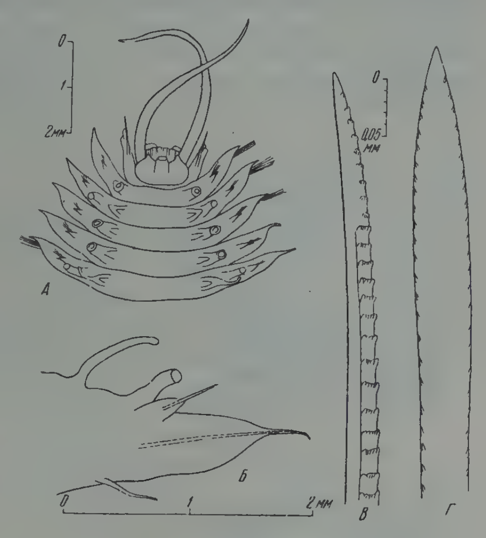
Семейство Aphroditidae

4. Macellicephala affinis Fauvel (рис. 3)

Fauvel, 1914, Bull. d. l'Inst. Océanogr., Monaco, No. 287: 6—8, figs. 3—4.

Местонахождение. СП-2, станция 2, 1 экз. Глубина 2245 *м*.

Тело состоит из 18 сегментов. Дольки головной лопасти на переднем краю с лобными рогами наподобие сосков. Глазные пятна отсутствуют. Непарное головное щупальце с удлиненной подставкой (само щупальце у нашего экземпляра не сохранилось, по Фовелю оно длиннее щупиков и покрыто мелкими папиллами). Щупики тонкие, длинные, гладкие. Щупальцевидные усики у нашего экземпляра не сохранились. У основания щупальцевидных усиков крупная ацикуловидная щетинка. Глотка не исследована. 9 пар спинных чешуек (по Фовелю 8, но на нашем экземпляре хорошо заметны элитрофоры на XVII сегменте). Спинные чешуйки мягкие, небольшие, не закрывают спинную сторону червя (спинные чешуйки сохранились лишь на немногих параподиях). Спинная ветвь параподий короткая, с одной ацикулой и немногими зазубренными щетинками. Брюшная ветвь параподий вытянутая, с удлиненным дистальным выростом и многочисленными, весьма нежными, плоскими и широкими щетинками, зазубренными с обоих боков. Спинные усики не сохранились, брюшные усики тонкие, заостренные, короче брюшной подиальной ветви. На усиковых параподиях, начиная с VI сегмента,— по 1 удлиненному пальцевидному спинному выросту, чем этот вид резко отличается от остальных. Этот пальцевидный спинной вырост по всей видимости играет роль жабры и представляет собою дальнейшее развитие спинных бугорков M. mirabilis McIntosh и M. zenkevitschi Uschakov. Крупные нефридиальные папиллы отсутствуют. Тело беловато-серое, не пигментированное. Размеры: длина тела около 12 *мм*, ширина — 5 *мм*.



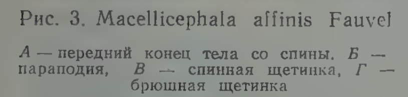


Рис. 3. Macellicephala affinis Fauvel

А — передний конец тела со спины, *Б* — параподия, *В* — спинная щетинка, *Г* — брюшная щетинка

Распространение. Ранее был указан для Атлантического океана — район о. Мадейра, лов с глубины 2380 *м* (Fauvel, 1914). В последнее время отмечен В. В. Хлебовичем (in litt.) для северной части Гренландского моря с глубины 4009 *м* 82°36′ с. ш. и 23°51′ в. д.

5. Macellicephala longipalpa Uschakov, sp. n. (рис. 4)

Местонахождение. СП-2, станция 2, 1 экз.; СП-2, станция 4, 3 экз.; СП-4, станция 2, 3 экз. Общая глубина 420—2245 *м*.

Тело состоит из 18 сегментов. Дольки головной лопасти широкие, с прозрачными мягкими стенками и закругленным, ровным передним краем (лобных рогов нет). Глазных пятен нет. Непарное головное щупальце сидит на удлиненной, цилиндрической подставке, отходящей от зад-

него края головной лопасти. Щупики тонкие, очень длинные (почти в два раза длиннее непарного головного щупальца и примерно в 15 раз длиннее головной лопасти). Щупальцевидные усики тонкие, длинные, такой же длины и формы, что и непарное головное щупальце. У основания щупальцевидных усиков щетинок нет. Все головные придатки гладкие, без папилл. Глотка с 18 мягкими краевыми папиллами (9 + 9) и с 4 хитиновыми зубами; у фиксированных экземпляров она большей частью вывернута наружу. Подставок для спинных чешуек — 9 пар. Спинные бугорки на усиковых сегментах не развиты, исключая III сегмент, на котором иногда наблюдаются небольшие возвышения несколько выше цирротофоров, выделяющиеся более темной пигментацией. Спинная ветвь параподий небольшая, коническая, с внутренней ацикулой и с несколькими удлиненными, слегка зазубренными щетинками. Брюшная ветвь вытянутая. Брюшные щетинки многочисленные, длинные, плоские, широкие, весьма эластичные, с мелкими зубчиками с обеих параллельных сторон. Брюшной усик на I сегменте значительно крупнее, чем на всех остальных. На X—XIII сегментах выделяются особо крупные нефридиальные папиллы. Спиртовые экземпляры имеют легкую коричневатую пигментацию. Длина тела до 25—30 *мм*.

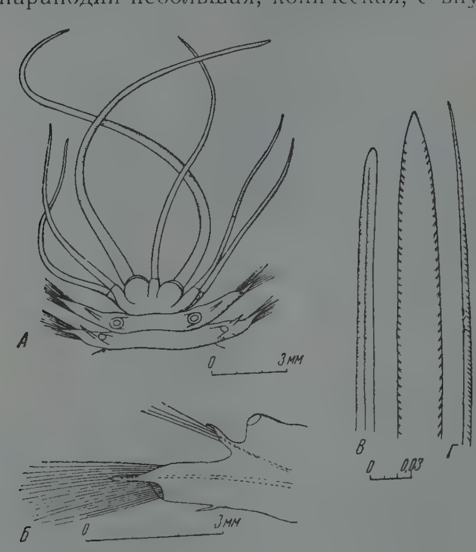


Рис. 4. Macellicephala longipalpa Uschakov, sp. n.

А — передний конец тела со спины, *Б* — параподия с циррофором, *В* — спинная щетинка, *Г* — брюшная щетинка спереди и сбоку

Примечание. Этот вид по характеру щетинок, форме головной лопасти и ряду других признаков весьма близок к M. atlantica Støp-Bowitz, 1948, и, возможно, идентичен с ним. Однако последний описан по дефектному экземпляру, лишенному щупиков, а потому о полном тождестве указанных видов пока говорить затруднительно. Macellicephala atlantica Støp-Bowitz обнаружена в северной части Атлантического океана (42°59′ с. ш. и 51°15′ з. д.) с глубины 1100 *м*.

Распространение. Встречен на ряде станций в северной части Карского моря, глубина 120—628 *м* («Седов», 1930; «Русанов», 1931; «Садко», 1935) и в районе Земли Франца Иосифа, глубина 392—1017 *м* («Литке», 1955).

6. Macellicephala polaris Uschakov, sp. n. (рис. 5)

Местонахождение. СП-2, станция 2, 1 экз. Глубина 2245 *м*.

Тело состоит из 25 сегментов. Дольки головной лопасти шаровидные без лобных рогов. Глазные пятна отсутствуют. Непарное головное щупальце у нашего экземпляра не сохранилось. Щупики относительно короткие (примерно в четыре раза длиннее головной лопасти). Щупальцевидные усики короче щупиков, при их основании небольшая ацикула. Глотка не исследована. Спинных чешуек 10 (?) пар (у фиксированного экземпляра они не сохранились). Спинные усики немного длиннее брюшного подиального выроста. Спинная ветвь параподий сильно редуцирована, в виде

небольшого пальцевидного выроста с внутренней ацикулой и 2—3 слабо зазубренными щупиками. Брюшная ветвь крупная с удлиненным дистальным пальцевидным выростом. Брюшные щетинки многочисленные, зазубренные с обеих сторон. Брюшной усик тонкий, заостренный, короче брюшного подиального выроста (исключая лишь II сегмент, на котором он имеет базальную подставку и поэтому длиннее подиального выроста). Спинные подиальные бугорки на усиковых сегментах выражены слабо. Нефродиальные папиллы хорошо видны на IX—XVIII сегментах. Размеры: длина тела 16 *мм*, ширина до 6 *мм*, включая параподии без щетинок.

Примечание. На VI сегменте (усиковом) на обеих параподиях выше основания спинного усика имеются широкие плоские образования очень мягкой консистенции, по форме напоминающие спинные элитры (паразиты?).

Распространение. Пока отмечен лишь для Полярного бассейна, к северу от о. Врангеля (глубина 2245 *м*).

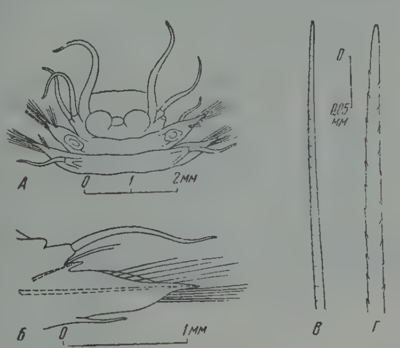


Рис. 5. Macellicephala polaris Uschakov, sp. n.
А — передний конец тела со спины, *Б* — параподия, *В* — спинная щетинка, *Г* — брюшная щетинка

7. Antinoëlla badia (Théel)

Théel, 1879, Kongl. Svenska Vet. Akad. Förhandl., 16: 18—20, pl. I, figs. 9—12 (Polynoë); Ditlevsen, 1917, Ingolf-Exped., vol. IV, part 4: 22—23; Анненкова, 1932, Тр. Арктическ. ин-та, II : 166.

Местонахождение. СП-3, станция 4, 1 экз.; СП-4, станция 3, 1 экз. Общая глубина 1225—1694 *м*.

Распространение. Арктический вид. По материалам ЗИН АН СССР, весьма обычен от Гренландского до Чукотского моря включительно; встречается на глубинах от 8 до 2800 *м*. Отмечен для больших глубин Норвежского моря и пролива Дэвиса (до 3400 *м* глубины); на юг спускается до Скагеррака.

8. Antinoëlla sarsi (Kinberg)

Местонахождение. СП-4, станция 2 а, 1 экз. Глубина 2315—2324 *м*.

Несколько попорченный экземпляр, лишенный элитр; щупики тонкие и очень длинные.

Распространение. Широко распространенный арктическо-бореальный вид. В Полярном бассейне спускается на глубины до 3800 *м*.

Семейство Nephthydidae

9. Nephthys malmgreni Théel

Théel, 1879, Kongl. Svenska Vet. Akad. Förhandl., 16 : 26—28, pl. I, fig. 17; Ушаков, 1955 : 217, рис. 69 Д.

Местонахождение. СП-2, станция 1, 1 экз.; СП-2, станция 4, 1 экз.; СП-2, станция 6, 1 экз.; СП-5, станция 1, 4 экз. Общая глубина 512—2686 *м*.

С больших глубин Атлантического океана недавно описан весьма близкий вид под названием Nephthys elamellata Eliason, 1951, который, судя по описанию, ничем не отличается от N. malmgreni Théel.

Распространение. Широко распространенный арктическо-бореальный вид; в Арктике, по всей видимости, циркумполярен, в Атлантическом океане на юг доходит до Средиземного моря, в Тихом океане — до Японского моря. Обладает весьма широким диапазоном вертикального распределения: в южной части пролива Дэвиса отмечен на глубине 7200 *м* (E. Wesenberg-Lund, 1950 a).

Семейство Sphaerodoridae

10. Ephesia peripatus Claparède

Местонахождение. СП-4, станция 2, 1 экз. Глубина 420 *м*.

Распространение. Арктическо-бореальный, эврибатный вид. По материалам ЗИН АН СССР, встречается в Арктике на глубинах 53—1300 *м*.

Семейство Eunicidae

11. Onuphis conchylega (Sars)

Местонахождение. СП-4, станция 2, большое количество экземпляров; СП-4, станция 3, обломок трубки. Общая глубина 420—1694 *м*.

Распространение. Широко распространенный арктическо-бореальный вид; придерживается глубин менее 250 *м*; максимальная глубина, на которой был встречен в Полярном бассейне,— 869 *м*, у юго-западного берега Гренландии — 1700 *м*.

Семейство Chaetopteridae

12. Spiochaetopterus typicus Sars

Местонахождение. СП-4, станция 2, обрывок трубки. Глубина 420 *м*.

Распространение. Арктическо-бореальный, эврибатный вид; в Арктике встречается на глубинах 35—1535 *м*.

Семейство Oweniidae

13. Myriochele danielsseni Hansen

Hansen, 1882 : 41—42, pl. VI, figs. 6—12 (M. sarsii); Hansen, 1882 : 42, pl. VI, figs. 13—15; Горбунов, 1946 : 39, 94.

Местонахождение. СП-2, станция 1, 2 экз. Глубина 1239 *м*.

Добыто всего 2 трубки с остатками червей. Обрывки червей имели характерные для них ногтевидные щетинки. Трубки толщиной около 1 *мм* густо облеплены раковинами Globegerina.

Фовель (Fouvel, 1911, 1927) и Аугенер (Hj. Augener, 1928) объединяют Myriochele sarsii Hansen и M. danielsseni Hansen с M. heeri Malmgren. Однако я не разделяю это мнение, ибо трубки у M. sarsii и M. danielsseni, судя по описаниям и рисунку Ганзена, совершенно иные, чем у M. heeri, у которых они обычно гладкие и имеют характерную поперечную структуру. Что касается M. sarsii и M. danielsseni, то я склонен рассматривать их как один вид. В этом меня убеждает просмотренная мною проба с Myriochele из Гренландского моря («Садко», 1935, станция 10, глубина 2380 *м*), которые были отнесены Н. П. Анненковой к M. danielsseni. В этой пробе имеются все переходы как между трубками, сложенными исключительно из раковин Globigerina (как в нашем случае), так и между трубками с небольшим количеством раковин Globigerina, крупными иглами губок и различными песчинками (последние трубки хорошо изображены на рисунке у Ганзена).

Интересно отметить, что наши трубки чрезвычайно похожи на трубочку, изображенную Брэди (Brady, 1884, pl. XXIX, fig. 5), которую он относит к фораминиферам под названием Rhizammina indivisa Brady; последняя им была найдена в Фарерском канале на глубине 982 *м*.

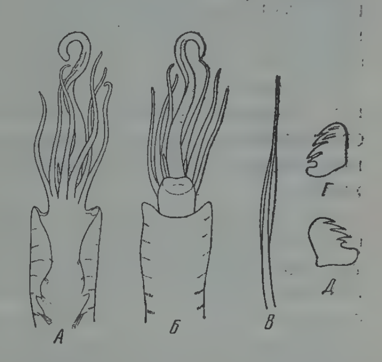
Распространение. Глубоководный вид, встречающийся в Норвежском и Гренландском морях и на склоне Полярного бассейна к северу от Новосибирского мелководья.

Семейство Ampharetidae

14. Melinnexis somovi, sp. n. (рис. 6)

Местонахождение. СП-2, станция 1, несколько трубок с червями; СП-4, станция 3, довольно значительное количество трубок с червями. Общая глубина 1239—1694 *м*.

Вид, весьма близкий к Melinnexis arctica Annenkova, 1931, и отличается от него главным образом лишь иным количеством жабр: вместо 4 пар у данного вида всего 3 пары жабр. Внутренняя пара жабр наиболее крупная; все 3 пары жабр у основания соединены кожистой перепонкой. У экземпляров со станции 1 (СП-2) среди мелких головных щупалец выделяется одно очень крупное цилиндрическое щупальце, покрытое мелкими папиллами (хоботок).



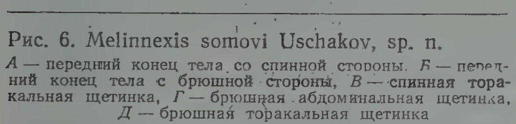


Рис. 6. Melinnexis somovi Uschakov, sp. n.

А — передний конец тела со спинной стороны, *Б* — передний конец тела с брюшной стороны, *В* — спинная торакальная щетинка, *Г* — брюшная абдоминальная щетинка, *Д* — брюшная торакальная щетинка

Спинной кожистой складки нет. У основания жабр с боков имеются небольшие бугорки, но спинных крючков не видно. На 4 передних сегментах имеются очень мелкие, едва заметные шиловидные брюшные щетинки, которые затем сменяются мелкими крючковидными щетинками (uncini). Крючковидные щетинки в торакальном отделе с 5 зубцами. Спинные волосовидные щетинки на 14 сегментах, начиная с III щетинкового сегмента (на III и IV щетинковых сегментах они плохо различимы). Всего 16 торакальных сегментов, снабженных щетинками. Абдоминальных сегментов около 28—30 (точно установить количество абдоминальных сегментов трудно — задние концы попорчены). Трубки илистые, с поперечно вставленными раковинами фораминифер и мелкими камешками. Длина трубок — свыше 30 *мм*, ширина — 2 *мм*. Размеры червей: длина — до 15 *мм*, ширина — 1 *мм*.

В предварительном списке (Ушаков, 1955б) этот вид мной отмечен как Melinnexis, sp. n. Вид назван в честь начальника второй дрейфующей станции М. М. Сомова. Наш новый вид встречен в тихоокеанском секторе Полярного бассейна.

Количество жабр для большинства Ampharetidae является родовым признаком, однако в данном случае этот вид мы не выделяем в новый род, так как по другим признакам он вполне подходит к роду Melinnexis [1].

Род Melinnexis весьма близок к роду Melinnides Wesenberg-Lund, 1950 а, описанному из южной части пролива Дэвиса (глубина 3229 *м*).

Род Melinnides отличается от Melinnexis главным образом наличием фестончатой спинной кожистой складки, весьма характерной для рода Melinna Malmgren, 1865. К роду Melinnexis относится также Sosanopsis armipotens Moore, 1923, описанный с 4055 *м* глубины из района Южной Калифорнии. Вполне возможно, что описанный мной Melinnexis Annen-

[1] В диагнозе рода Melinnexis Annenkova, приведенном в «Определителе по фауне СССР» (Ушаков, 1955, стр. 363), расположение щетинок указано неточно. Для этого рода следует считать характерным следующее расположение щетинок: спинные волосовидные щетинки начинаются с IV сегмента тела (с III щетинкового сегмента) и находятся на 14 сегментах; брюшные крючковидные щетинки — с VI сегмента тела (с V щетинкового сегмента).

kovae (Ушаков, 1952) из северо-западной части Тихого океана является синонимом последнего.

Ниже даем краткие диагностические признаки родов, близких к Melinnexis Annenkova.

Melinna Malmgren, 1865: на III сегменте позади жабр имеются дорсальные крючья, на IV сегменте на спинной стороне поперечная кожистая складка (фестончатая); 16 сегментов со спинными волосовидными щетинками; на передних сегментах шиловидные брюшные щетинки; головные щупальцы одного сорта. 4 пары жабр.

Melinopsis McIntosh, 1885: дорсальных крючков позади жабр нет; кожистой поперечной складки нет; 14 сегментов со спинными волосовидными щетинками (имеются ли на передних сегментах шиловидные брюшные щетинки, не указано). 4 пары жабр (из описания не ясно — 4 пары жабр или всего 4 жабры, т. е. 2 пары жабр). Диагноз рода недостаточно полный.

Melinnides Wesenberg-Lund, 1950: дорсальных крючков позади жабр нет; кожистая поперечная складка имеется (фестончатая); 14 сегментов со спинными волосовидными щетинками; на передних сегментах имеются шиловидные брюшные щетинки; головные щупальцы 2 сортов. 4 пары жабр.

Melinnexis Annenkova, 1931: дорсальных крючков позади жабр нет; кожистая поперечная складка отсутствует или слабо развита; 14 сегментов со спинными волосовидными щетинками; на передних сегментах имеются шиловидные брюшные щетинки; одно из головных щупалец очень массивное, наподобие хоботка. 4 или 3 пары жабр.

Melinnoides Benham, 1927: дорсальных крючков позади жабр нет; кожистой поперечной складки нет. 14 сегментов со спинными волосовидными щетинками. 2 пары жабр (простые шиловидные брюшные щетинки на передних сегментах не отмечены).

Семейство Terebellidae

15. Thelepus cincinnatus (Fabricius)

Местонахождение. СП-4, станция 2, один крупный экземпляр с яйцами и один обрывок. Глубина 420 *м*.

Распространение. Широко распространенный вид (возможно, космополит); придерживается сравнительно небольших глубин, не свыше 700 *м*.

Семейство Sabellidae

16. Potamethus malmgreni (Hansen)

Hansen, 1882. Norske Nordhavs-Exp., Bd. 2: 42—43, pl. VII, figs. 23—27 (Potamilla); Hartmann, 1942, Proc. U. S. Nat. Mus., vol. 92: 134; Анненкова, 1952, Тр. ЗИН АН СССР, т. XII: 152—153, рис. 7—8 (Gorbunovia).

Местонахождение. СП-2, станция 1, 4 экз. Глубина 1239 *м*. Наиболее крупный экземпляр достигает в длину 65 *мм*, из них на жаберный пучок приходится около 30 *мм*. Количество жаберных лучей в каждом пучке до 10.

Распространение. Арктический, преимущественно глубоководный вид — Гренландское и Норвежское моря, Полярный бассейн. Общая глубина 680—4009 *м*.

Семейство Serpulidae

17. Hyalopomatus claparedii Marenzeller

Marenzeller, 1878, Denkschr. Kais. Akad. Wissensch. Math.-Nat. Classe, Bd. 35, 393—394, Taf. IV, fig. 2.

Местонахождение. СП-2, станция 11, 2 экз. Глубина 3622 *м*. Крышечка шаровидной, слегка грушевидной формы, полупрозрачная, сидит на очень длинной тонкой ножке, лишенной пиннул; дополнительной

рудиментарной крышечки нет. Воротничок крупный. I щетинковый сегмент снабжен лишь длинными спинными щетинками; последующие пять сегментов имеют как длинные спинные щетинки, так и крючковидные брюшные щетинки. Затем следуют абдоминальные сегменты, снабженные лишь крючковидными щетинками (таких сегментов около 30); последние 20 сегментов сильно расширены (сплющены) и снабжены лишь волосовидными щетинками. Размер червей: длина до 23 *мм*, ширина — 0,75 *мм*. Трубки белые, извилистые, несколько утончающиеся к заднему концу, со слабой поперечной исчерченностью.

Распространение. Описан из района Земли Франца Иосифа (79°13′ с. ш. и 63°27′,7 в. д., глубина 230 *м*); указан для абиссали Полярного бассейна к северу от Новосибирского мелководья; встречается в Гренландском море (экспедиция «Садко», 1935, определения Н. П. Анненковой). Общая глубина 142—3800 *м*, преимущественно на глубинах свыше 1000 *м*.

18. Apomatus globifer Théel

Théel, 1879, Kongl. Svenska Vet. Akad. Förhandl. 16 : 66—67, pl. IV, figs. 63—65; Wollebaek, 1912, Vidensk. Skr., Math.-Nat. Klasse, Nr. 12, Kristiania : 112—113, pl. XLI, figs. 1—3, pl. L, figs. 4—5; Augener, 19128, Fauna Arctica, Bd. V : 810; Wesenberg-Lund, 1950, Ingolf-Exp., vol. IV, part. 14 : 62.

Местонахождение. СП-2, станция 1; СП-2, станция 4; СП-2, станция 7; СП-3, станция 3; СП-3, станция 16; СП-3, станция 17; СП-4, станция 2; СП-4, станция 3; СП-4, станция 8; СП-4, станция 2 а; СП-5, станция 3. Общая глубина 420—3384 *м*.

На большинстве станций встречены обломки и пустые трубки, нередко покрытые сверху черным налетом; имеются несколько хорошо сохранившихся червей (СП-4, станция 2).

Распространение. Типично арктический, эврибатный вид; нередко образует большие скопления; встречается преимущественно на глубинах свыше 100 *м*, общая глубина 38—3800 *м*.

19. ? Spirorbis granulatus (L.)

Местонахождение. СП-2, станция 7; СП-3, станция 4; СП-3, станция 5; СП-3, станция 6; СП-4, станция 4. Общая глубина 863—2352 *м*.

Встречены лишь пустые трубки и их следы на гальке и на обломках раковин двустворчатых моллюсков, принадлежащих по всей видимости к указанному виду.

Распространение. Широко распространенный арктическо-бореальный вид. Обитает преимущественно на мелководьях; у о. Ян-Майен отмечен на глубине 1889 *м* (Wesenberg-Lund, 1950 а).

II. НОВЫЙ РОД МНОГОЩЕТИНКОВЫХ ЧЕРВЕЙ MACELLOIDES (GEN. N.) ИЗ АНТАРКТИКИ, РАЙОН ЗЕМЛИ УИЛКСА

Во время океанографических работ на дизельэлектроходе «Обь» у берегов Антарктиды в секторе 90—165° в. д. был собран значительный материал по донной фауне, в том числе и по многощетинковым червям. Среди последних на станции 23 в районе Земли Уилкса обнаружен один экземпляр многощетинкового червя, по внешнему виду весьма напоминающий Macellicephala McIntosh. При ближайшем рассмотрении он оказался весьма интересным новым родом, который резко отличается от Macellicephala McIntosh и близкого к нему рода Macellicephaloides Uschakov вооружением хобота (глотки). У нашего нового рода вместо крупных хитиновых зубов, характерных для подсемейства Polynoinae, на хоботе имеются лишь тонкие удлиненные хитиновые пластинки с мелкой зубчатостью.

Нахождение этого нового рода представляет значительный интерес и еще больше сближает подсемейство Polynoinae с подсемейством Hermioninae. Ниже приводим описание этого нового вида многощетинковых червей.

Macelloides Uschakov, gen. n.

По внешнему виду весьма напоминает Macellicephala McIntosh и Macellicephaloides Uschakov. Головная лопасть с 1 средним непарным головным щупальцем (боковые головные щупальца отсутствуют). Расположение спинных чешуек такое же, как у Macellicephala (II, IV, V, VII, IX и так далее через один сегмент). Параподии с сильно вытянутыми брюшными ветвями; спинные ветви параподий редуцированные. Глотка массивная, лишена крупных хитиновых зубов, которые заменены у этого рода узкими хитиновыми зазубренными пластинками.

Macelloides antarctica, sp. n. (рис. 7)

Местонахождение. Станция 23 — 65°14′ ю. ш. и 107°33′ в. д., глубина 660 *м*, грунт — илистый песок с камнями, 1 экз.

Длина — около 40 *мм*, ширина с подиальными выростами без щетинок — до 18 *мм*. Тело серо-белой окраски, без заметной пигментации.

Тело состоит из 30 сегментов, включая первый щупальцевый сегмент. Дольки головной лопасти округлые, без лобных рогов. Глазного пигмента не видно. Среднее головное щупальце массивное, с крупной, слегка кольчатой подставкой, по длине в четыре раза превосходит головную лопасть.



Рис. 7. Macelloides antarctica Uschakov, gen. n. et sp. n.

А — головная лопасть, *Б* — хитиновые пластинки на глотке, *В* — деталь зубчатости хитиновых пластинок, *Г* — брюшная щетинка

Щупики примерно такой же длины, что и среднее головное щупальце. Щупальцевидные усики короче среднего непарного головного щупальца, с утонченным дистальным концом; щетинок у основания щупальцевидных усиков нет (рис. 7, *А*). Глотка очень крупная, массивная (до 20 *мм* длины); у нашего экземпляра она была втянута внутрь. На осторожно вскрытой глотке у переднего конца хорошо видны 4 узких изогнутых хитиновых полоски или пластинки, соединенные попарно. Эти пластинки имеют мелкую зубчатость (около 30 мелких зубчиков на каждой пластинке). При хитиновых пластинках по небольшому мягкому сосочку (рис. 7, *Б* и *В*). Крупных хитиновых зубов, как у Macellicephala и других Polynoinae, нет. 15 пар подставок для спинных чешуек (элитр). Спинные чешуйки отпали, за исключением 2 (на XIII и XXV сегментах); они небольшие, очень нежные, мягкие; у нашего фиксированного экземпляра съежились в комочек. Параподии с сильно вытянутой брюшной ветвью. Брюшные усики на I щетинковом сегменте шаровидные, на остальных — заостренные. Спинная ветвь редуцирована. Спинные усики не сохранились. Щетинки не сохранились, лишь на одной параподии торчит небольшая, слегка изогнутая щетина (рис. 7, *Г*).

Литература

Анненкова Н. П., 1931. Zur Polychaetenfauna von Franz-Joseph-Land (Melinnexis gen. nov. arctica sp. nov., Zool. Anz., Bd. 95, Hft. 9/10.— 1932. К фауне Polychaeta Земли Франца Иосифа, Тр. Арктическ. ин-та, т. II.

Горбунов Г. П., 1946. Донное население Новосибирского мелководья и центральной части Северного Ледовитого океана, Тр. дрейф. экспед. Главсевморпути на ледоколе «Седов», 1937—1940 гг., т. III.

Ушаков П. В., 1952. Батипелагические и глубоководные формы многощетинковых червей из прикамчатских вод Тихого океана, Исслед. дальневосточных морей, вып. 3.— 1955. Многощетинковые черви дальневосточных морей СССР. Определители по фауне СССР, изд. ЗИН АН СССР, № 56.— 1955а. Многощетинковые черви

сем. Aphroditidae Курило-Камчатской впадины, Тр. ин-та Океанологии, т. XII.— 1955б. Многощетинковые черви — Polychaeta. Матер. наблюдений н.-иссл. дрейфующей станции 1950—1951 гг., т. I, Изд-во «Морской транспорт».
Хлебович В. В., 1957. Многощетинковые черви (Polychaeta) из района о. Шпицбергена и Земли Франца Иосифа по материалам э/с «Ф. Литке» 1955 г.
Augener Hj., 1928. Die Polychaeten von Spitzbergen. Fauna Arctica, Bd. V.
Moore J. P., 1923. The Polychaetous Annelids dredged by the USS «Albatross» off the coast of Southern California in 1904. IV. Spionidae to Sabellariidae, Proc. Acad. Nat. Sci. Philad., vol. 75.
Støp-Bowitz C., 1948. Polychaeta from the «Michael Sars» North Atlantic Deep-Sea Expedition 1910. Report on the Sci. Res. of the «Michael Sars» North Atlant. Deep-Sea Exped. 1910, vol. V, No. 8.
Wesenberg-Lund E., 1950. The Polychaeta of West Greenland, Medd. om Grønland, Bd. 151, Nr. 2.— 1950a. Polychaeta. The Danish Ingolf-Expedition, vol. IV, part. 14.

On The Polychaeta—Fauna of Arctic and Antarctic

P. V. USHAKOV

Zoological Institute of the Academy of Sciences of the USSR (Leningrad)

Summary

A brief description of the Polychaeta collected in the central Arctic regions by the drifting polar stations during 1950—1955 is presented in the paper. In the material worked up 3 species of pelagic Polychaeta recorded for the Polar basin for the first time (Pelagobia longicirrata, Typhloscolex mülleri and Phalacrophorus borealis), and 16 species of bental ones have been found. 3 species of the latter are new ones (nov. sp.): Macellicephala longipalpa, M. polaris and Melinnexis somovi. At the depth more than 2.000 m 9 species have been found: Macellicephala affinis, M. longipalpa, M. polaris, Antinoëlla badia, A. sarsi, Nephthys malmgreni, Hyalopomatus claparedii, Apomatus globifer and Spirorbis granulatus.

The finding in the Polar basin of four species of abyssal genus Macellicephala is of peculiar interest. One of them—M. mirabilis—is a widely distributed species, the other—M. affinis—has been hitherto known only from great depths in the central part of the Atlantic Ocean, the third species—M. longipalpa—is being described as a new species closely related to M. atlantica recorded for the northern part of the Atlantic Ocean (Støp-Bowitz, 1948), whereas the fourth species—M. polaris—is an endemic species for the Pacific trench of the Polar basin. The existence of the endemic species M. polaris in the Pacific trench of the Polar basin partially proves the isolation of this trench from the remaining part of the Polar basin owing to the submarine Lomonosov ridge stretching across the Polar basin northward from the Northern Land. None of the abyssal species of the genus Macellicephala described by the author (Ushakov, 1955) from the Kuril-Kamchatka trench is found in the Polar basin. This fact shows the pelagic fauna of the Polar basin to be, with respect to its origin, rather closely related to the fauna of the Atlantic Ocean than to that of the Pacific.

In the second part of the work a new genus—Macelloides—is described which is closely related to the genus Macellicephala. This genus is found by the author among the materials of the Antarctic Expedition of the Academy of Sciences of the USSR off the shores of Antarctic ("Ob"-Expedition, 1956).

Family Aphroditidae

Macellicephala longipalpa, sp. n.

18 segments. Prostomium without cephalic peaks. No eyes. Median tentacle on an elongated cylindrical ceratophore which starts from the hind margin of the prostomium. Palps this, very long, almost twice as long as the median tentacle and about 15 times as long as the prostomium. Tentacular cirrithin, long, as long as the median tentacle. No setae at the base of tentacular cirri. Proboscis with 18 soft marginal papillae and 4 chitinous hookeds. 9 pairs of the elytrae. Dorsal tubercles undeveloped with the exception of

those on the III segment. Dorsal branch of parapodium with few somewhat notched setae, ventral one with numerous long, flat and wide setae with minute denticles on both parallel sides. Body length up to 25—30 mm.

Macellicephala polaris, sp. n.

25 segments. Prostomium without cephalic peaks. No eyes. Palps relatively short (only 4 times as long as the prostomium). 10 pairs (?) of the elytrae. Dorsal tubercles feebly developed. Notopodium with 2—3 feebly notched setae. Ventral setae numerous, notched on both sides. Body length 16 mm.

Macelloides, gen. n.

The prostomium with only one median tentacle. The elytrae present on the II, IV, V, VII, IX and each alternate segment. Parapodia with strongly stretched ventral rami. Proboscis massive lacking large chitinous hookeds (jaws), instead of which narrow chitinous notched platelets are present.

Macelloides antarctica, sp. n.

Body length about 40 mm, body width with the feet without the bristles up to 18 mm. Body greyish-white, 30 segments. Prostomium without cephalic peaks. The median tentacle 4 times as long as the prostomium. The palps almost of the equal length. Tentacular cirri shorter than the median tentacle. No bristles at the base of tentacular cirri. Proboscis very large, massive, with 4 narrow curved chitinous platelets with minute denticles on the margine (about 50 minute denticles on each platelet). A small soft papilla at the chitinous platelet. 15 pairis of the elytrae which are very soft. Ventral cirri on the first chaetiger—spherical, on the other ones—pointed. No dorsal cirri. The bristles broken, only on one parapodia small, somewhat curved bristle was protruding.

Family Ampharetidae

Melinnexis somovi, sp. n.

The species very closely related to Melinnexis arctica Annenkova, 1931, differing chiefly in the number of gills (only 3 pairs of gills instead of 4 ones). The inner pair of gills is the largest one; all the three pairs of gills are connected at the base with a membrane; no dorsal fold. Small tubercles at the base of the gills sidewards; no dorsal hooks. Dorsal hair-like setae on 14 segments beginning from the third chaetiger. About 28—30 abdominal segments. The length of the specimens up to 15 mm.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXVI 1957 ВЫП. 11

ВЛИЯНИЕ УЛЬТРАФИОЛЕТОВЫХ ЛУЧЕЙ НА КЛЕЩЕЙ ORNITHODORUS PAPILLIPES — ПЕРЕНОСЧИКОВ ВОЗБУДИТЕЛЕЙ КЛЕЩЕВОГО СПИРОХЕТОЗА

Акад. Е. Н. ПАВЛОВСКИЙ и А. Н. СКРЫННИК

Кафедра общей биологии и паразитологии Военно-медицинской ордена Ленина Академии им. С. М. Кирова (Ленинград)

Многие микроорганизмы гибнут под воздействием ультрафиолетовых лучей. С целью воздействовать на спирохет — возбудителей клещевого возвратного тифа — нами было начато облучение переносчиков этого заболевания — клещей Ornithodorus papillipes. Организм клеща является благоприятной средой для длительной жизни патогенных для человека спирохет. Сохранение Borrelia sogdiana клещами O. papillipes прослежено нами до 15 лет (Павловский и Скрынник, 1956).

Облучение клещей производилось однократно в период с января 1950 г. по март 1952 г.; некоторые клещи остаются живыми, хотя с момента их облучения прошло более 6 лет.

Для облучения клещей была использована одна из моделей бактерицидной лампы. Низковольтная дуговая лампа, имеющая вид трубки, располагалась в горизонтальном направлении, сверху находился отражатель из алюминиевой жести. Лампа изготовлена из специального боросиликатного стекла и наполнена аргоном с небольшим количеством ртути. В качестве источника ультрафиолетовых лучей используется свечение паров ртути в электрическом разряде. Лампа питается от электрической сети. Свечение ее тусклое, голубоватое. Мощность, потребляемая лампой, около 15 *вт*. При использовании лампы необходимо защищать глаза очками, а при двигательной работе следует оберегать и кожу. Подробное описание прибора приведено в работе С. И. Левикова и К. Н. Улитиной (1951); установка лампы в нашей лаборатории была произведена Д. В. Волжинским.

В опыты были взяты клещи, выведенные в лаборатории от самок, собранных в Узбекистане (13 групп), Таджикистане (три группы), Кара-Калпакии (16 групп) и Иране (две группы); всего 34 группы, включавшие 591 клеща. Перед облучением все клещи кормились на морских свинках, зараженных клещевым спирохетозом.

Как известно, изучаемые клещи проходят сложный цикл развития. Из яиц выходят личинки, затем следует от трех до пяти стадий нимф. Начиная с нимф III, появляются и половозрелые особи. Выносливость клещей зависит от стадии развития, что было показано нами, например, в опытах с голоданием. Личинка может голодать не более года. По мере превращения клещей способность к голоданию увеличивается, и нимфы IV—V стадий остаются живыми, не питаясь, несколько лет, а отдельные из них даже — 10—11 лет (Павловский, 1956; Павловский и Скрынник, 1951, 1956; Скрынник, 1951). Поэтому облучению подвергались клещи, находящиеся на различных стадиях превращения (табл. 1).

Учитывая различие пусковой и рабочей силы тока, лампу включали за 10 мин. до начала опыта. Д. В. Волжинский, работавший с бактериями и простейшими (1951), отмечает, что бактерицидный эффект зависит от расстояния между лампой и облучаемым предметом, а также от экспозиции облучения. В его опытах спорообразующие сенные палочки гибли при облучении в течение 5 сек. на расстоянии 50 *см* от лампы.

В наших опытах спирохеты находились под защитой хитинового покрова и тканей клеща, поэтому требовалось усиление действия лучей. В четырех опытах из 34 клещи находились на расстоянии 20 *см* от лампы, в остальных — на расстоянии 10 *см*.

Клещи помещались в открытые чашки Коха диаметром 6 *см*, дно которых было покрыто фильтровальной бумагой. Как только чашки Коха ставились под лампу, клещи начинали оживленно передвигаться, затем их активность постепенно снижалась, движения прекращались и при дальнейшем облучении клещи погибали. Период активности был более продолжительным у нимф старших стадий и очень коротким у личинок и нимф I стадии.

Таблица 1

Количество клещей O. papillipes различных стадий, подвергшихся облучению ультрафиолетовыми лучами

Стадия развития	Число клещей	Число групп		
		всего	погибли	выжили
Личинки	32	2	2	0
Нимфы I	253	11	9	2
Нимфы II	150	9	3	6
Нимфы III	145	10	0	10
Нимфы IV	8	1	0	1
Самцы	3	1	0	1
Всего	591	34	14	20

В первых двух опытах 32 нимфы I и 20 нимф II облучались в течение 40 мин., к концу этого срока все клещи погибли. Тогда экспозиция облучения была сокращена вдвое, однако 20-минутное облучение трех групп, включавших 64 нимфы I и 20 нимф II, также вызвало гибель всех клещей. В течение 15 мин. облучались три группы клещей: 15 нимф I, 10 нимф II и 10 нимф III; выжили только нимфы III. Поэтому в дальнейшем клещи облучались 10 и 5 мин.

Таблица 2

Гибель клещей в зависимости от стадии развития и продолжительности облучения

Продолжительность облучения (минут)	Личинки	Нимфы I	Нимфы II	Нимфы III	Нимфы IV	Самцы	Всего групп	Из них	
								выжили	погибли
40	—	0/1	0/1	—	—	—	2	0	2
20	—	0/2	0/1	—	—	—	3	0	3
15	—	0/1	0/1	1/0	—	—	3	1	2
10	0*/1	1/2	4/0	9/0	—	—	17	14	3
5	0/1	1/3	2/0	—	1/0	1/0	9	5	4

* В числителе — число выживших групп, в знаменателе — число погибших групп.

Выживаемость клещей при облучении зависит не только от экспозиции. Как и следовало ожидать, на различных стадиях превращения клещи проявляют различную устойчивость к облучению (табл. 1 и 2). После 5-минутного облучения личинки в наших опытах погибли все, в тех же условиях гибли и многие нимфы I стадии. После 10-минутной экспозиции

в небольшом количестве выжили нимфы I, в большем — нимфы II и еще в большем — нимфы III. Оказалось также, что сытые клещи переносят облучение хуже, чем голодные (табл. 3).

Первоначально целью нашей работы являлось выяснение вопроса о влиянии облучения на спирохет, находящихся в организме клещей. Поэтому облучавшиеся клещи для проверки инфицирующей способности кормились на здоровых морских свинках и белых мышах. Всего кормились 18 групп клещей, которые заражались на различных стадиях развития: личинки, нимфы I, нимфы II и нимфы III. Облучалась каждая группа клещей один раз, но через разные сроки после заражения; выжили и проверены клещи, которые облучались спустя 1, 2, 7, 12 и 24 месяца после заражения.

Таблица 3

Гибель клещей в зависимости от упитанности в момент облучения

Упитанность	Всего групп	Из них	
		погибли	выжили
Сытые	10	9	1
Голодные	24	5	19

После облучения клещи кормились на здоровых опытных животных также в разные сроки: в день облучения, спустя 1, 2, 5, 19 суток, 6 и 8 месяцев, а также 1, 2, 3, 4 и 5 лет. Иначе говоря, условия заражения клещей, сроки их облучения и проверочных кормлений были различными.

Несмотря на это, только три группы из 18 проверенных путем кормления на здоровых животных дали отрицательный результат. Эти клещи заражались в фазе личинок, облучались в фазе нимфы I; последние кормились через сутки после облучения, хорошо насыщались, но вскоре погибали. В данном случае клещи проверены только один раз. Остальные 15 групп клещей заражали подопытных животных, некоторые из них кормились по четыре-пять раз и всякий раз с положительным результатом.

Всего за 5 лет наблюдений облучавшиеся клещи кормились на 51 подопытном животном; из последних заболели 40, остались здоровыми 10, в одном случае результат был сомнительным. Следует отметить, что в нашей лаборатории, а также и у других исследователей, отмечалось, что иногда заведомо зараженные клещи не вызывают заболеваний животных. Следовательно, нет никаких оснований относить отрицательный результат в некоторых наших опытах за счет облучения клещей. Как уже говорилось, только три группы, которые кормились всего по одному разу, дали отрицательный результат, в остальных семи случаях отрицательный результат получен при кормлении клещей, которые до этого или после этого вызывали заболевание подопытных животных.

Таким образом, добиться стерилизации клещей путем облучения бактерицидной лампой нам не удалось. Если облучавшиеся клещи выживали, то они, как и контрольные группы, при кровососании заражали морских свинок и белых мышей клещевым спирохетозом.

Но оказалось, что ультрафиолетовые лучи оказывают большое влияние на организм самого клеща. Многие клещи после облучения погибли, у некоторых выживших после линьки и перехода в следующую стадию развития появились различные уродства; это заставило нас провести длительные наблюдения над облучавшимися клещами.

Все группы клещей, подвергшиеся облучению, можно разделить на три серии: 1) группы, в которых все клещи погибли сразу или в течение ближайших 3—6 месяцев после облучения; 2) группы, в которых большинство клещей выжило и выглядело нормально; 3) группы, где у выживших клещей после линьки появились различные уродства.

К первой серии относятся 14 групп, включавших 295 клещей, что составляет 49,7% всех опытных клещей. Здесь облучались личинки (две группы), нимфы I (девять групп) и нимфы II (три группы). Облучению

в течение 40 мин. подвергались две группы, 20 мин.— три группы, 15 мин. — две группы, 10 мин. — три группы и 5 мин. — четыре группы. Причиной гибели во всех случаях, очевидно, явилось переоблучение. 5 и 10 мин. облучались личинки и нимфы I, для которых и этот короткий срок является смертельным. Несомненно, имело значение и то обстоятельство, что в девяти группах клещи облучались сытыми, в двух группах — после частичного переваривания крови и только в трех группах — облучались голодными.

Ко второй серии опытов относятся восемь групп, включавших 81 клеща (13,7% всех подопытных клещей). Облучению подвергались: нимфы I (одна группа), нимфы II (две группы), нимфы III (три группы), нимфы IV (одна группа) и самцы (одна группа). То обстоятельство, что облучение не оказало какого-либо заметного влияния на этих клещей, очевидно, объясняется рядом причин. Здесь облучению подвергались клещи на более поздних стадиях превращения, чем в первых опытах, экспозиция была более короткой; только одна группа нимф III облучалась в течение 15 мин., три группы клещей — 10 мин. и четыре группы — 5 мин. Кроме того, три группы из восьми облучались на расстоянии 20 *см* от лампы, а во всех опытах, о которых говорилось выше, — на расстоянии 10 *см* от лампы. К тому же сытыми клещи были только в одной группе, полунапитавшимися — в трех и голодными — в четырех группах.

И, наконец, в третьей серии опытов, где после воздействия ультрафиолетовых лучей клещи выжили и приобрели те или иные уродства, оказались 12 групп, включавших 215 клещей. Облучению подвергались: нимфы I (одна группа), нимфы II (четыре группы) и нимфы III (семь групп). Только одна группа нимф I облучалась 5 мин., остальные одиннадцать групп — 10 мин. Пять групп состояли из клещей, частично переваривших кровь, остальные семь — из голодных клещей. В одном опыте нимфы II находились на расстоянии 20 *см* от лампы, в остальных 11 — на расстоянии 10 *см*.

В этой серии опытов, где облучались голодные или частично переварившие кровь нимфы II и нимфы III на расстоянии 10 *см* от лампы, при экспозиции в 10 мин., все клещи дожили до линьки и перехода в следующую стадию превращения, причем после линьки у 118 (54%) клещей из 245 облучавшихся в этой серии опытов были обнаружены уродства.

Непосредственно после облучения, а также в последующие сроки, клещи охотно присасывались к подопытным животным и хорошо насыщались. Линька у них наступала позже обычного. Например, в контрольных группах нимфы I через месяц после кормления все оказывались слинявшими на нимфы II; большинство облучавшихся нимф I вскоре погибали, у некоторых же остававшихся живыми 4—5 месяцев линька так и не наступала. Нимфы II в контрольных группах линяли на нимфы III также через месяц после кормления, а у подопытных через 2 месяца линяли только единичные клещи, большинство линяли через 3 месяца, отдельные клещи даже через 4 месяца после кормления. В одном случае линька вовсе не наступила, хотя две нимфы II оставались живыми в течение 2 лет.

Уродства клещей, появлявшиеся только после линьки, могут быть разделены на несколько групп.

1. Различные изменения ног: увеличение или уменьшение размеров члеников ног, отсутствие некоторых члеников ног, выросты на всех члениках подвижной части ног, разветвление лапок, увеличение числа коготков, отсутствие бугорков на лапках (последние, как известно, являются одним из важных видовых признаков). Такие клещи появились в 11 группах. У одного клеща появился вырост на коксе.

2. Изменение покровов тела: нарушение структуры хитина, появление на спинной стороне борозды, соединяющей боковые вырезки тела. Это наблюдалось в четырех группах.

3. Изменение переднего конца тела: отсутствие клюва и недоразвитие щек. Такие клещи были в трех группах.

Приведем сокращенные протоколы некоторых опытов и описание отдельных клещей.

Группа 7. 1949. Вывелись в лаборатории от незараженных клещей, собранных в Узбекистане (Джулангар, колхоз им. Калинина, помещение для скота, 28.9 1944). Личинки кормились на здоровой свинке 2 ноября 1949 г. Нимфы I кормились на зараженной свинке 28 января 1950 г. Штамм спирохет «Кара-Калпакия».

Облучались 14 нимф II 6 сентября 1950 г. на расстоянии 10 *см* от лампы, в течение 10 мин. Кормились нимфы II через сутки после облучения — 7 сентября 1950 г., сосали все 14 клещей. Линяли на нимф III в период с 24 ноября 1950 г. по 3 апреля 1951 г., погиб один клещ, остались 13, из них 12 с уродствами. Нимфы III кормлены 21 мая 1951 г., к октябрю того же года все слиняли: на самцов шесть, на самок — три, на нимф IV — четыре. Уродства у клещей сохранились. Имаго из нимф III и нимфы IV кормились 26 октября 1951 г., питались все 13 клещей. К январю 1952 г нимфы IV слиняли на самок, уродства сохранились. В дальнейшем клещи кормились в 1953 и 1955 гг., при всех проверочных кормлениях вызывали спирохетоз у опытных животных.

Отдельные клещи в этой группе выглядели следующим образом.

Самец из нимфы III (№ 26). Погиб в июле 1953 г. Уродства: справа — I нога состоит только из коксы и вертлуга (2 членика вместо 6), III нога, начиная с вертлуга, раздвоена; слева I нога — от вертлуга 2 ветви, IV нога — бедро длиннее обычного, от него 2 ветви; на спинной стороне борозда, соединяющая боковые вырезки тела.

Самец из нимфы III (№ 29). Погиб в июле 1952 г. Уродства: справа — на 1-й коксе небольшой вырост из 2 члеников; слева — на IV ноге вырост от бедра.

Две самки из нимф IV. Остаются живыми, хотя со времени облучения прошло более 6 лет. У одной на спинной стороне борозда, соединяющая боковые вырезки тела, у другой полностью отсутствует клюв.

Более 5 лет живет самка с разветвленными ногами из **группы $6^{а-е}$, 1949,** где клещи облучались в стадии нимф III в феврале 1952 г.

Группа $6^{а-е}$, 1949. Вывелись от клещей, собранных в Узбекистане (Джулангар, пещера с норами дикобраза, 1944 г.). Личинки кормились на здоровой свинке 20 октября 1949 г., нимфы 1—12 декабря 1949 г., нимфы II — на зараженной свинке 2 февраля 1950 г. Штамм спирохет «Кара-Калпакия».

После двухлетнего голодания 12 февраля 1952 г. облучались 25 нимф III, на расстоянии 10 *см* от лампы в течение 10 мин. Кормились через сутки после облучения — 13 февраля 1952 г. После линьки у всех клещей обнаружены те или иные нарушения в строении. Имаго из нимф III и нимфы IV кормились 11 марта 1954 г., последующее кормление 1 сентября 1955 г.; при всех проверочных кормлениях клещи заражали опытных животных.

Наблюдались следующие уродства.

Самка из нимфы IV (№ 30). Погибла в августе 1955 г. Уродства: справа — 1-я лапка раздвоена, IV нога длиннее обычного — увеличены голень, предлапка и лапка; слева — раздвоены 1-я и 3-я лапки, 4-я лапка состоит из 3 ветвей, лапки утолщены, бугорков нет.

Самка из нимфы IV (№ 34). Зафиксирована 21 октября 1955 г., в этот день самка была жива, но мало подвижна, все ее ноги имеют отклонения от нормы. Изменены очертания лапок I, III и IV ног слева и II ноги справа (рис. 1, *2*, *3*, рис. 2, *2*, *4*). Резко изменена лапка I ноги справа (рис. 1, *1*), она утолщена, раздвоена, несет 2 пары коготков. На II ноге слева (рис. 1, *4*) раздвоена предлапка, она несет две сильно измененные лапки, на одной из них 2 пары коготков, т. е. на одной ноге 6 коготков вместо 2. На III ноге справа (рис. 2, *1*) расширена предлапка, она образует вырост почти такого же размера, как и лапка. На голени IV ноги слева (рис. 2, *3*) появился отросток, состоящий из нескольких члеников.

В других группах клещи выглядели примерно также. Таким образом, в тех случаях, когда нимфы облучались голодными, затем кормились и через 2—3 месяца после облучения линяли, у многих клещей наблюдались различные отклонения от нормы, чаще всего в виде разветвления лапок (рис. 3, *1*, *2*). В группе, где клещи подвергались действию ультрафиолетовых лучей незадолго до линьки и кормление после облучения не производилось, отклонения от нормы были такого же характера, но наблюдались реже.

У некоторых клещей появившиеся после облучения отростки на ногах сморщивались, темнели и постепенно отмирали; ноги становились почти нормальными. В других случаях сохранение уродства прослежено в течение более 6 лет, причем за этот срок клещи три раза линяли (например,

в группе 7, 1949 нимфы II, нимфы III и нимфы IV). При сбрасывании шкурки уродливые части сохранялись (рис. 3,*3*).

В одном опыте отростки на ногах клещей появились только после второй линьки. Облучались здесь нимфы III ровно через месяц после кормления. Спустя 4 дня после облучения три клеща слиняли на нимфы IV, сброшенные ими шкурки выглядели нормально, ноги были слегка искривлены. Нимфы IV голодали более 2 лет, а затем были накормлены; вышедшие из них после линьки самки имели разветвленные ноги.

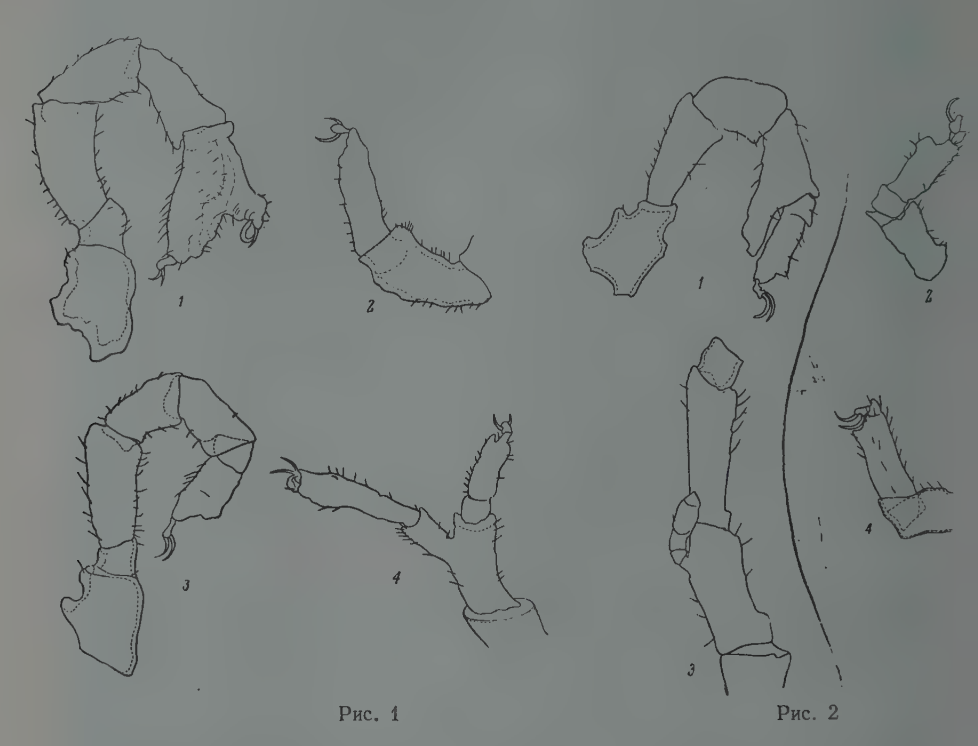


Рис. 1. Уродства, вызванные действием ультрафиолетовых лучей у клеща № 34 (объяснения см. в тексте)

1 — I правая нога, *2* — I левая нога, *3* — II правая нога, *4* — II левая нога

Рис. 2. Уродства, вызванные действием ультрафиолетовых лучей у клеща № 34 (объяснения см. в тексте)

1 — III правая нога, *2* — III левая нога, *3* — IV правая нога (tibia с отростком), *4* — IV левая нога. Все рисунки при одинаковом увеличении

Наряду с обычным контролем, где клещи не подвергались никаким воздействиям, были проведены два следующих опыта. 1. 17 нимф II через 4 дня после кормления были помещены на 1 час, на расстоянии 10 *см* под электролампу, мощностью 100 *вт*. Яркий свет и тепло вызвали очень активное и непрерывное передвижение клещей, однако все клещи выжили, в дальнейшем нормально питались, линяли, никаких отклонений в их внешнем виде не появилось. 2. У 10 голодных нимф III на одной стороне были отрезаны III и IV ноги на уровне сочленения коксы и вертлуга. В тот же день клещи кормились и хорошо напитались. У имаго, появившихся после линьки, все членики ног оказались восстановленными, но они были короче и нежнее нормальных. С такими ногами клещи живут по настоящее время. Никаких отростков или разветвлений на ногах не появилось.



1 2 3

Рис. 3. Уродства у клещей, вызванные действием ультрафиолетовых лучей

1—2 — разветвление ног клеща после облучения, *3* — шкурка, сброшенная при линьке клеща с разветвленными ногами

Привлекло наше внимание то обстоятельство, что при линьке 146 облучавшихся нимф III вышли 55 самцов. 49 самок и только 42 нимфы IV, т. е. 78% нимф III слиняли на половозрелых клещей. В контрольных группах из 140 нимф III вышли 59 самцов, 22 самки и 59 нимф IV, т. е. на имаго слиняли 57%. Возможно, ультрафиолетовые лучи сокращают количество нимфальных стадий; в одном случае самец вышел из облучавшейся нимфы II, чего ранее никогда у O. papillipes не наблюдалось. Однако и в контрольных группах выход имаго из нимф III был несколько выше обычного, поэтому для выяснения этого вопроса требуются дальнейшие наблюдения.

Некоторые облучавшиеся клещи голодали от 2 до 4 лет и оставались живыми, но в общем вымирание подопытных клещей шло быстрее, чем контрольных. Если даже не учитывать клещей, которые погибли вскоре после облучения (вероятно, от большой дозы ультрафиолетовых лучей), а брать только те группы, в которых клещи после облучения живут ряд лет, то к концу 1955 г. из 188 облучавшихся клещей живыми оставались 71 (38%), а из 212 контрольных — 166 клещей (75%).

Размножение уродливых клещей наблюдалось четыре раза, часть потомства достигла половозрелости, никаких заметных отклонений от нормы эти клещи не имеют.

Литература по уродствам членистоногих велика и крайне разбросана. Особенно много отмечено различных уродств у жуков. Обширную сводку по тератологии жесткокрылых, включающую 293 страницы текста, 223 рисунка и библиографию, составил Балацук (I. Balazuc, 1947).

Жуки являются одним из излюбленных энтомологами отрядов насекомых. Этим прежде всего и объясняется сравнительное обилие материалов по уродствам. Были сделаны попытки установить общую пропорцию уродств. По Даллес (Dallas, 1928, цитировано по Балацук), на 50 000 нормальных жуков приходится один урод. Значение этой пропорции, конечно, весьма относительное.

Через наши руки прошли десятки тысяч клещей рода Ornithodorus, преимущественно O. papillipes. Уродства у них встречаются крайне редко. Одним из нас (Павловский, 1939) описаны случаи образования на предлапке O. nereensis длинного, бокового, закругленного на конце отростка. Отмечались различия в профильной конфигурации лапок передних ног у одной и той же самки O. verrucosus, O. tartakovskyi и четвертых ног O. papillipes, утеря ноги без влияния на общую форму тела у O. papillipes, различные изменения типичной структуры хитинового покрова.

Единичные уродства были описаны у O. moubata (G. G. Robinson, 1944) и у O. lahorensis (Серкова, 1948). Данные по уродствам иксодовых клещей приведены в работе Г. С. Первомайского.

Обращаясь к тератологии жуков, мы находим в книге Балацук ряд примеров частичного и реже — полного расщепления ног; количество таких уродливых экземпляров достигает 1000. Известно много примеров расщепления лапок и даже случай симметричного полного разделения надвое всех шести ног, обоих щупиков нижних челюстей и одного щупика нижней губы жука Prionus californicus Motsch. (1. c., рис. 149). Экземпляр этого уродливого жука был пойман на территории Вашингтона в прошлом столетии. Формы уродств с расщеплением конечностей Балацук относит к группе шистозомелий, которые бывают двойными, тройными или комплексными, множественными, комбинированными и др.

Не было недостатка в гипотетических объяснениях возникновения уродств, начиная от непосредственного описания уродств, как аберрации (что ничего не объясняет) и признания виталистического действия «nisus formativus» или местного преувеличения влияния пластической силы и т. п. Эти предположения идеалистического характера не имеют научного значения. Более правдоподобно допустить действие каких-либо механических повреждений личинки в естественных условиях ее жизни. Такое объясне-

ние вполне приемлемо, ибо при экспериментальных работах различные травмы приводили к формированию уродливых конечностей.

Едва ли не единственным примером опытов с клещами Ornithodorus является сообщение Кампаны (J. Campana) о результатах прижигания у нимф O. parkeri; следствием являлась «шистозомелическая бинарная регенерация», т. е. происходила регенерация конечности, но с двойным ее расщеплением.

Ближе к нашим данным стоят сообщения о двойных и тройных образованиях на уровне лапок у дрозофил и бабочек, которые подвергались действию ультрафиолетовой радиации в течение их эмбрионального развития (R. Geigy, M. Lüscher). Однако существенным отличием наших опытов было влияние лучевой энергии на вполне развившихся клещей O. papillipes в фазе нимф II и III стадии, которые, как показано нашими опытами, более чувствительны к действию на них ультрафиолетового облучения, чем клещи в последующих стадиях превращения.

Возможно и более раннее тератогенное влияние этого физического фактора. Так, например, Зейдель (F. Seidel) наблюдал раздвоение заднего конца тела личинки стрекозы Platycnemis pennipes, яйца которой подвергались ультрафиолетовой радиации на стадии скопления ядер вокруг дифференцирующего центра.

Наши опыты с действием на нимф O. papillipes облучения бактерицидной лампой говорят о мощной силе этого физического фактора, который вызывает образование ярко выраженных уродств, если воздействию лампы подвергаются клещи в стадии превращения, которым еще предстоит линька. Уродливые конечности обнаруживались после сбрасывания старой шкурки.

Можно полагать, что ультрафиолетовая радиация может и в естественных условиях быть причиной образования уродств у насекомых и клещей, если почему-либо создается ситуация возможного влияния усиленной ультрафиолетовой радиации на яйца в определенной стадии их эмбрионального развития или даже на вылупившуюся особь, которая не закончила еще своего метаморфоза.

Мы установили факт явного тератогенного влияния ультрафиолетовой радиации на организм клещей O. papillipes in vivo. Каков же механизм этого мощного тератогенного влияния ультрафиолетового облучения на организм клеща? Этот вопрос можно решать пока только гипотетически.

В специальной биохимической литературе имеются данные, касающиеся действия ультрафиолетовой радиации на половые клетки, на растворы белков in vitro и др. В книге Ли (D. E. Lea, 1946) говорится о структурных изменениях хромосом, вызываемых ультрафиолетовыми лучами. Мак Лярен (A. McLarren, 1949) дал обширный обзор литературы по «лучевой химии» (photochemistry) — влиянию облучения на ферменты, протеины и вирусы.

Из советских исследований сошлемся на работу Т. Е. Павловской и А. Г. Пасынского (1955), изучавших изменения ультрафиолетовых спектров поглощения белков при действии радиации. Из белков брались: серумальбумин человека, серумглобулин лошади, желатина и сыворотки крови лошади; эти вещества подвергались ультрафиолетовому облучению (а также действию рентгеновских лучей, которого мы не касаемся) в разных дозах. Авторы пришли к выводу, что облучение биологическими и близкими к ним дозами приводит, по-видимому, в основном к структурным и аггрегационным изменениям белков и что устойчивость различных белков к действию на них ультрафиолетового облучения не одинакова.

В работе М. С. Волковой и А. Г. Пасынского производились определения денатурации сывороточного альбумина человека и сывороточного глобулина лошади в водных и буферных растворах под влиянием ультрафиолетового (и рентгеновского) облучения разными дозами. Определя-

лись изменения вязкости, растворимости, мутности, аминоазота и других указанных белковых веществ. Авторы также приходят к выводу, что в условиях производившихся опытов в молекулах белков происходили, повидимому, не прямые химические изменения, а структурно-денатурационные изменения, обусловленные влиянием облучения. Эти опыты производились также in vitro.

Пользоваться выводами этих двух биохимических работ для непосредственного объяснения тератогенных процессов в организме клещей O. papillipes было бы не правомерным. Но структурно-денатурационные изменения белков под влиянием ультрафиолетового облучения in vitro стоят в полном принципиальном соответствии с весьма резким проявлением разнообразных уродств конечностей O. papillipes при опытах in vivo.

Для анализа характера влияния ультрафиолетового облучения на живых клещей O. papillipes необходима комплексная работа паразитолога, биохимика, цитолога и специалиста по физиологии членистоногих.

ВЫВОДЫ

1. Облучение бактерицидной лампой клещей O. papillipes, зараженных спирохетами — возбудителями клещевого спирохетоза, не вызывает их стерилизации. Облученные клещи, как и контрольные, при кровососании заражают подопытных животных.

2. Ультрафиолетовые лучи замедляют превращение клещей, могут вызвать гибель клещей или появление у них после линьки различных уродств. Результаты облучения зависят от стадии развития клещей, их упитанности, расстояния, на котором находятся клещи от лампы, и продолжительности облучения.

3. Большинство уродов получены в серии опытов, где облучались голодные нимфы II и III стадий превращения на расстоянии 10 *см* от лампы, при экспозиции в 10 мин.

4. У облучавшихся клещей наблюдались четыре формы уродств: 1) различные изменения подвижных члеников ног, чаще всего разветвление лапок; 2) появление выроста на коксе; 3) нарушение структуры хитина, появление на спинной стороне борозды, соединяющей боковые вырезки тела; 4) изменение переднего конца тела, отсутствие клюва или недоразвитие щек. Преобладающей была первая форма уродств.

5. Сохранение уродств у некоторых клещей прослежено более 6 лет, передача их потомству не наблюдалась.

6. Клещи O. papillipes являются многообещающими объектами для комплексных исследований процессов возникновения уродств и изменений жизненности под влиянием ультрафиолетового облучения.

Литература

Волжинский Д. В., 1951. Результаты испытания новой бактерицидной лампы, Журн. общ. биологии, т. XII, 2.

Волкова М. С. и Пасынский А. Г., 1955. Действие ультрафиолетового и рентгеновского излучения на растворы белков, Биохимия, т. 20, вып. 4.

Левиков С. И. и Улитина К. Н., 1951. Бактерицидные лампы, Журн. общ. биологии, т. XII, 2.

Павловская Т. Е. и Пасынский А. Г., 1955. Изменения ультрафиолетовых и инфракрасных спектров белков при действии радиации, Биохимия т. 17, вып. 4.

Павловский Е. Н., 1939. Уродства и ненормальности у клещей надсемейства Ixodoidea. Паразитол. сб. ЗИН АН СССР, VII.—1956. Les particularités biologiques et physiologiques des tiques Ornithodorus papillipes transmettenrs du typhus récurrent à tiques. Proc. XIV Internat. Congress of Zool., Copenhagen.

Павловский Е. Н. и Лотоцкий Б. В., 1947. Наружная морфология переносчика клещевого возвратного тифа в Средней Азии — клеща Ornithodorus papillipes Bir., Паразитол. сб. ЗИН АН СССР, 9.

Павловский Е. Н. и Скрынник А. Н., 1951. Некоторые биологические особенности клещей Ornithodorus — переносчиков клещевого возвратного тифа, ДАН СССР, т. 78, 5.— 1956. К биологии клещей Ornithodorus papillipes, ДАН СССР, т. III, 6.

Первомайский Г. С., 1954. Изменчивость пастбищных клещей (Acarina, Ixodidae) и значение ее для систематики, Тр. Всесоюзн. энтомол. об-ва, т. 44.
Серкова Л. Г., 1948. О случае уродства у клещей Ornithodorus lahorensis, Изв. АН Казахск. ССР, серия паразитол., 5.
Скрынник А. Н., 1951. Голодание клещей Ornithodorus papillipes (сообщение II), Тр. ВМА, т. 46.
Balazuc I., 1947. La tératologie des Coléoptéres et experiences des transplantation sur Tenebrio molitor L., Mem. du Mus. National d'Hist. nat. nouvelle série, t. XXV, Paris.
Campana J., 1947. Un cas tératologique d'origine experimental chez Ornithodorus parkeri, C. R. Soc. Biol., vol. 141.
Geigy R., 1931. Action de l'ultra-violet sur le pôle germinal dans l'oeuf de Drosophila melanogaster, Rev. Suisse Zool., vol. 38, fasc. 2.
Geigy R. et Lüscher M., 1942. Imaginale Bein-Doppelbildungen nach Ultraviolett-Bestrahlung von Schmetterlingseiern (Tineola biseliela Hum.), Rev. Suisse Zool., 49, fasc. 2.
Lea D. E., 1946. Actions of radiations on living cells, Cambridge.
Lüscher M., 1944. Experimentelle Untersuchungen über die larvale und die imaginale Determination im Ei der Kleidermotte (Tineola biselliella Hum.), Rev. Suisse Zool., 51, fasc. 28.
McLarren A., 1949. Photochemistry of enzymes, proteins and viruses, Adv. Enzymol., 2, 75.
Robinson G. G., 1944. More cases of abnormal development in the Argasid tick Ornithodorus moubara Murray, Parasitol., vol. 36, No. 1, 2.
Seidel F., 1928. Untersuchungen über das Bildungsprinzip der Keimanlage im Ei der Libelle Platycnemis pennipes, Zschr. f. Wiss. Biol., Bd. 119.

EFFECT OF ULTRAVIOLET RAYS ON THE TICKS ORNITHODORUS PAPILLIPES, VECTORS OF THE RELAPSING FEVER AGENTS

Acad. E. N. PAVLOVSKY and A. N. SKRYNNIK

Chair of General Biology and Parasitology, S. M. Kirov Military Medical Academy (Leningrad)

Summary

The ticks Ornithodorus papillipes Bir. infected with the spirochaetes, vectors of the tick borne relapsing fever, were exposed to the bactericide lamp irradiation. The result of the irradiation depended upon the developmental stage of the ticks, their fatness, duration of the exposure and upon the distance from the irradiated ticks to the lamp. A part of the ticks irradiated succumbed whereas another part manifested different malformations, usually ramification of the legs. Maintenance of the malformation was followed up during six years, their transfer to the offspring was not observed. The irradiated ticks preserved their infectivity.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXVI 1957 ВЫП. 11

ЭВОЛЮЦИЯ ПОСТЭМБРИОНАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ И ТИПЫ ЛИЧИНОК НАСЕКОМЫХ[1]

М. С. ГИЛЯРОВ

Институт морфологии животных Академии наук СССР (Москва)

Изменения организации животных в течение постэмбрионального развития бывают тем значительнее, чем существеннее различия условий существования в ранние периоды свободной жизни и во взрослом состоянии. Очень часто разные стадии специализированы для выполнения различных функций видовой жизни. Так, для многих морских организмов характерно приспособление личинок к выполнению расселительной функции, к которой неспособны или мало способны половозрелые стадии. Таковы различные паренхимулы губок, планулы коралловых полипов, трохофоры полихет, велигеры моллюсков, науплиусы и зоеи ракообразных, плутеусы и другие личинки иглокожих и т. д.

Для морских организмов можно считать установленным правилом, что бентические виды имеют расселительных пелагических личинок (ср. С. М. Yonge, 1948; Зенкевич, 1951).

Неодинаковый образ жизни пелагических планктонных личинок и неподвижных (или мало подвижных) и во всяком случае менее способных к расселению взрослых животных определяет резкие отличия организации на разных стадиях и ведет к развитию с перестройкой организации, с метаморфозом.

При более или менее сходном образе жизни на разных этапах онтогенеза, при сходных отношениях со средой ранних и поздних стадий постэмбриональное развитие проходит без резких перестроек организации, ее изменения происходят более или менее постепенно.

Среди представителей наиболее богатого видами класса наземных животных — насекомых наблюдается исключительное разнообразие как образа жизни, так и типов развития. У насекомых встречаются и случаи более или менее прямого развития, и случаи развития с превращениями различной степени сложности. Для тех групп насекомых, развитие которых совершается со сложным метаморфозом, характерно огромное разнообразие личиночных форм, приспособившихся к различным условиям существования, часто очень далеким от условий существования взрослых форм.

Для большинства представителей водных групп беспозвоночных, переходящих к наземному образу жизни, и для низших наземных членистоногих характерна утрата метаморфоза, эмбрионизация развития, переход к прямому развитию, к криптометаболии [в понимании, данном Ежиковым (1939)] или к анаморфозу (при котором происходит нарастание числа сегментов во время постэмбрионального развития).

Для Lumbricidae, например, характерно прямое развитие в период свободной жизни в почве, хотя редуцированная трохофорная стадия проходит в яйцевом коконе, а у наземных Pulmonata следы стадии велигера сохраняются при развитии под защитой скорлупы яйца (типичная криптометаболия). У Oniscoidea, Arachnoidea (кроме некоторых клещей) развитие

[1] Доложено на II Всесоюзном эмбриологическом совещании в Москве, в 1957 г.

прямое, а для представителей классов, объединяемых в группу Myriapoda, характерны анаморфоз или эпиморфоз.

Всем низшим наземным членистоногим присуще большее или меньшее сходство условий существования ювенильных стадий и взрослых организмов, что и определяет общую тенденцию к выходу из яйца на таком уровне морфологической дифференцировки, который обеспечивает образ жизни (питание, передвижение и т. д.), в основном сходный с таковым взрослых форм.

О происхождении полного превращения у насекомых высказывалось много предположений. Гипотеза Е. Пояркова, 1914, обосновывавшего значение стадии куколки с точки зрения морфогенеза имагинальных признаков, не давала объяснения причин возникновения метаморфоза, причин расхождения личиночных и имагинальных признаков.

Широкой известностью пользовалась гипотеза Берлезе (A. Berlese, 1913), развивавшаяся у нас И. И. Ежиковым (1929, 1939), а в Англии — Иммсом (A. D. Imms, 1936), по которой личинка — перешедший к свободному образу жизни эмбрион. Эта гипотеза, исходя из которой в высшей степени специализированные личинки («циклопоидные», «протоподные» личинки наездников-яйцеедов или «полиподные» личинки, например, гусеницы бабочек) рассматриваются как морфологически более примитивные личиночные формы Holometabola, имеет сейчас уже лишь исторический интерес. Она не выдерживает большинства возражений, приведенных в свое время Крэмптоном (G. C. Crampton, 1931), позднее Гиляровым (1949) и особенно Хинтоном (H. E. Hinton, 1953, 1955), показавшим, что абдоминальные конечности у личинок Holometabola — вторичные образования, многократно конвергентно возникавшие, а не следы эмбриональной организации, как полагали Берлезе, И. И. Ежиков и Иммс.

Несомненную ценность гипотезы Берлезе представляет связанное с ее развитием установление черт отличия личинок насекомых с полным и неполным превращением и их анализ, хотя между этими типами развития можно проследить переходы (H. Henson, 1946).

Экологический подход к решению проблемы происхождения метаморфоза насекомых отражен в гипотезе Ламеера (A. Laméere, 1900), развитой у нас А. В. Мартыновым (1938). К этой гипотезе близко примыкают и взгляды, изложенные в работах известного китайского энтомолога Чена (S. H. Chen, 1946, 1955) [2]. Ламеер и А. В. Мартынов признавали средой возникновения класса насекомых – водную, дальнейшую же их эволюцию и возникновение полного превращения — переходом имаго к жизни в воздушной среде, а личинок — в тканях растений. Несостоятельность этих гипотез выявляется при исследовании сравнительных материалов: характерная черта организации насекомых (включая водных) — трахейная система — возникает только у наземных членистоногих и функционально оправдана лишь при воздушном дыхании (H. Osborn, 1908; Гиляров, 1949).

Совсем несостоятельна гипотеза Гандлирша (A. Handlirsch, 1928), выводившего насекомых непосредственно от водных трилобитов и при подборе материала для доказательства своих положений прибегшего к искажениям изображений ранних стадий развития Palaeodictyoptera (ср. P. H. Lemche, 1940; F. M. Carpenter, 1948).

Одними изменениями среды обитания в филогенезе, только действием различных условий существования на разные стадии развития нельзя объяснить происхождение полного превращения разных личиночных форм Holometabola. Достаточно вспомнить, что, например, у многих групп мор-

---

[2] Проф. Чен (in litt.), ознакомившись с моей работой (1949), сообщил, что гипотеза о первичной водности личинок Holometabola, которой он придерживался, не имеет достаточных оснований и что правомочнее развитая мною гипотеза о почве, как среде обитания предков Holometabola.

ских беспозвоночных, развивающихся со сложным метаморфозом, развитие протекает в одной и той же среде — в морской воде.

Уже такие наши выдающиеся морфологи, как И. И. Ежиков и А. В. Мартынов для объяснения происхождения метаморфоза насекомых обращались к истории его возникновения, в сущности к филогенезу метаморфоза (Ежиков, 1939).

Пытаясь представить возможные изменения условий существования, связанные с выработкой особенностей наземных беспозвоночных, я уделил особое внимание пониманию почвы как специфической среды обитания, рассматривая ее как промежуточную в процессе перехода от водного образа жизни к наземному (Гиляров, 1949). Не останавливаясь подробнее на этой гипотезе, укажу только, что́ она дает для понимания эволюции онтогенеза насекомых.

Представители низших групп наземных членистоногих — паукообразных, многоножек, а также онихофор, как и представители водных групп членистоногих, переходящих к наземному образу жизни [Mesocypris terrestris (J. P. Harding, 1953) из Ostracoda, многие Harpacticidae из Copepoda. Orchestia из Amphipoda, Oniscoidea из Isopoda], обитают в почве или чрезвычайно тесно с нею связаны в течение своего развития (что указывает на черты сходства условий в водной среде и в почве). Сходство условий жизни в воде и в почве находит отражение и в сходстве основных физиологических особенностей водных и почвенных беспозвоночных (Гиляров, 1949).

Для таких низших представителей наземных членистоногих (правильнее даже сказать — почвенных членистоногих) характерно постэмбриональное развитие без резких изменений организации.

Жизнь в почве и в самом ее поверхностном слое — в подстилке характерна и для представителей низших групп насекомых — для первичнобескрылых — Protura, Collembola, Diplura, Thysanura. Постэмбриональное развитие Protura характеризуется анаморфозом (увеличением числа сегментов в постэмбриональный период). Collembola и Diplura претерпевают настолько небольшие изменения организации в постэмбриональный период, что их развитие вполне оправдывает название прямого (ср. J. Stach, 1955 — в отношении Collembola; Stach, 1955; R. Denis, 1949; M. A. Ionescu, 1955 — в отношении Diplura).

Все эти три отряда настолько специфичны, что вполне заслуживают выделения в особые классы (на что указывали A. D. Imms, 1951; Гиляров, 1949; Шаров, 1953; в отношении Collembola — E. Handschin, 1956; в отношении Protura — S. P. Tuxen, 1956; в отношении Diplura — J. Barlet, 1956, и др.). Однако, даже учитывая своеобразие Collembola и признаки близости их к Symphyla (ср. O. W. Tiegs, 1940), Чен (1955), например, считает возможным оставление Collembola в классе Insecta, рассматривая их как неотеничную группу, близкую к Symphyla, от которой произошли и современные настоящие насекомые.

Какой бы точки зрения ни придерживаться по вопросу о положении названных отрядов, несмотря на специфичность всех Apterygota-Entotrophi, их бо́льшая примитивность по сравнению с другими группами насекомых несомненна.

Несколько больше изменения, которые претерпевают в течение развития Thysanura (Apterygota-Ectotrophi). Развитие Thysanura, хотя и приближается к прямому, отличается такими показателями, как изменение числа члеников усиков и церков. Такое развитие может быть названо ортоморфозом [отличающимся от пауpометаболии отсутствием провизорных органов (K. W. Verhoeff, 1910; R. Denis, 1949)] или протометаболией, в понимании А. Г. Шарова (1953). Во всяком случае тип развития тизанур можно отличить от прямого развития Collembola и Diplura, хотя некоторые авторы объединяют по типу развития все эти три отряда в единую группу Epimetabola (H. Weber, 1933; St. Kéler, 1955; S. H. Chen, 1955).

Thysanura чаще, чем другие Apterygota, выходят на поверхность почвы, особенно во взрослом состоянии. Для анаморфных Protura (Anametabola по S. H. Chen, 1955), а также для низших Collembola-Onychiuridae и для Diplura характерно обитание в почве и других укрытиях как на ранних этапах постэмбрионального развития, так и во взрослом состоянии. Для Protura, Onychiuridae, Japygidae и Campodeidae характерны слабохитинизированные непигментированные кожные покровы (и в личиночном и во взрослом состоянии), однотипный характер питания и вообще одинаковый образ жизни в течение всего постэмбрионального развития.

Сходный образ жизни был, по-видимому, свойственен и предкам других групп современных насекомых, развитие которых проходило без метаморфоза (как и у большинства низших наземных членистоногих). От постоянной жизни в почве предки высших насекомых, вероятно, переходили ко временным выходам на ее поверхность, как это свойственно тизанурам, особенно Machiloidea. Такие выходы в жизни вида особенно важны для взрослой стадии, так как облегчают встречу полов и расселение. От расселения путем ползания предки насекомых, возможно, перешли к передвижению прыжками, свойственному многим Apterygota, а затем к простейшим формам планирующего полета [3].

С выходом на поверхность взрослых насекомых, с прогрессивным приспособлением к жизни вне укрытий и передвижению путем полета стали возможными два пути эволюции онтогенезов насекомых, находящие свое современное отражение в двух основных типах постэмбрионального развития Insecta-Pterygota — в полном и неполном превращениях.

В последнее время типы постэмбрионального развития насекомых с неполным превращением стали подвергаться слишком дробной классификации, причем разные авторы по-разному называют способы развития одних и тех же систематических групп и по-разному группируют по типу развития разные систематические отряды. Во многих отношениях естественную группу Hemimetabola (термин, сохраняемый многими исследователями, например, A. D. Imms, 1951; F. I. Van-Emden, 1957 и др.) ряд авторов, начиная с Вебера (1933), называет Heterometabola, причем название Hemimetabola сохраняют только для стрекоз и веснянок (J. Obenberger, 1952; S. H. Chen, 1955; St. Kéler, 1955); тип развития поденок обозначается как «прометаболия» — названием, сходным с «протометаболией», — термином, позднее примененным А. Г. Шаровым к развитию тизанур. Поэтому, разбирая пути эволюции онтогенеза насекомых, я не буду применять терминов, которые, вследствие неоднозначного употребления, могут внести некоторую путаницу, а буду пользоваться старыми терминами — полное и неполное превращение, называя соответствующие группы Holometabola и Hemimetabola.

Переход взрослой стадии насекомых к обитанию на поверхности почвы, возникновение и развитие крыльев в филогенезе насекомых я рассматриваю как приспособление в первую очередь к активному расселению, выделяя расселение как существенную функцию видовой жизни каждого организма. Расселение (активное или пассивное) обеспечивает попадание особей данного вида в условия, благоприятные для существования, обеспечивает сохранение вида. При активном расселении организм преодолевает пространства, в которых вид не может продолжать свое существование. Вероятность попадания в благоприятные условия (нахождение условий, необходимых для оставления и развития потомства) тем больше, чем выше способность организма к активному движению, и свя-

---

[3] В возникновении полета могли играть роль выросты покровов, первоначальная роль которых, как у многих мокриц, гломерид, личинок сильф и т. п., могла быть в основном защитной [более или менее сходные взгляды на возникновение полета в последнее время высказаны автором (1949), Ю. М. Залесским (1949) и Ченом (1946, 1955), поэтому здесь на этом вопросе останавливаться не буду].

зана с прогрессивным развитием локомоторных органов, органов чувств и систем органов, определяющих интенсивную жизнедеятельность. Таким образом, активное расселение связано с прогрессивной дифференцировкой организма, разделением функций, поэтому оно осуществляется обычно дефинитивными стадиями развития. Это определяет прогрессивное течение онтогенеза, являющееся предпосылкой эволюции по принципу ароморфоза (Гиляров, 1945). Взрослая стадия большинства насекомых специализируется именно в направлении выполнения функции активного расселения — весь облик имагинальной стадии типичных Pterygota — облик расселяющейся стадии.

Взрослая стадия у Pterygota выполняет две основные функции видовой жизни — активное расселение и размножение. Эти функции бывают сближены во времени, но расселение имагинальной стадии всегда предшествует размножению. Удаление этих функций друг от друга во времени ведет к регрессивным изменениям организации в течение имагинальной жизни (особенно ярко это проявляется у самок термитов), а наблюдаемый иногда переход расселительной функции к личиночной стадии ведет к появлению черт регресса у имаго (Гиляров, 1945).

Именно выработка нового способа передвижения — полета, свойственного только взрослой стадии насекомых, привела и к изменениям хода индивидуального развития, к метаморфозу, степень полноты которого у разных Pterygota выражена неодинаково.

Размножение и расселение становятся в типичном случае основными (а нередко и единственными) функциями имагинальной стадии. Часто имаго не питается и даже не может питаться (поденки, многие бабочки, типулиды). Функция накопления необходимых для жизнедеятельности имаго пластических и энергетических веществ, функция питания переходит к ранним стадиям развития — к личинке; личинка и имаго приспосабливаются к выполнению различных функций видовой жизни. Именно далеко зашедшие приспособления к разным функциям личиночной и имагинальной стадий и являются биологической причиной метаморфоза насекомых (Гиляров, 1945). Часто эти функции осуществляются в разных средах, на что определенно указывал Снодграсс (R. E. Snodgrass, 1944), говоря, что «вид как целое получил преимущество благодаря двойному образу жизни, что способствует использованию двух сред в течение жизненного цикла — одной, соответствующей функциям молоди, другой — функции взрослой стадии». Чен (1955) также считает, что различия в образе жизни личинок и имаго приводят к возникновению метаморфоза.

С выходом на поверхность почвы взрослых насекомых, с прогрессивным их приспособлением к жизни вне укрытий, в воздушной среде, и к полету стали возможны два пути эволюции. Один путь — прогрессивное обогащение яйца питательными материалами и выход личинок из яйца на более позднем этапе морфологической дифференцировки, что обеспечивает переход личинки к образу жизни, более или менее сходному с образом жизни имагинальной стадии — путь Hemimetabola. Второй путь — прогрессивное приспособление взрослой стадии к жизни в воздушной среде, к полету, к активному выбору мест и субстратов для яйцекладки при прогрессивном приспособлении личинок к обитанию в почве и в различных укрытиях или на субстратах, обеспечивающих организм легко доступной пищей. Обитание личинок в субстратах, обеспеченных пищей, защищенность ранних стадий от высыхания и т. д. обеспечили возможность выхода личинок из яиц на более раннем этапе дифференцировки, на таком же, как и у предков, в течение всего онтогенеза обитавших в почве. Приспособление имагинальной и личиночной стадий к разным условиям существования, выполнение ими различных функций приводит к такому значительному отличию личиночных форм от имагинальных, что развитие путем постепенных возрастных изменений становится невозможным. Пере-

ход от личиночной формы к взрослой стадии требует больших перестроек организации, сопровождающихся разрушением личиночных (провизорных) органов и новообразованием имагинальных, что осуществляется при прохождении особой стадии перестройки — стадии куколки. Это путь Holometabola.

Новые основные пути эволюции онтогенезов крылатых насекомых — полное и неполное превращения — возникли в результате специализации взрослой стадии к активному расселению, к выполнению функции, накладывающей глубокий отпечаток на всю организацию крылатых насекомых.

Экологический анализ смены сред обитания на разных этапах онтогенеза в течение исторического развития позволяет понять эти два пути формирования онтогенезов в историческом развитии насекомых.

Происхождение полного и неполного превращений у насекомых от более или менее прямого развития, свойственного связанным с жизнью в почве аптериготам (характерного и для всех низших групп наземных членистоногих и, вероятно, характеризовавшего онтогенез предков крылатых насекомых), объясняет отсутствие непроходимой пропасти между этими типами развития, о чем, в частности, свидетельствуют не только результаты сравнения разных онтогенезов, но и данные сравнительно-гистологических (Henson, 1946) и сравнительно-морфологических (Snodgrass, 1944) исследований.

Различия между «нимфами» (т. е. ювенильными стадиями насекомых с неполным превращением, включая и «наяд» — личинок Odonata, Ephemeroptera и Plecoptera) и личинками насекомых с полным превращением детально разобраны И. И. Ежиковым (1929). Эти различия сводятся в основном к тому, что у личинок Hemimetabola (у нимф) организация имеет в общем имагинальный характер в отличие от личинок Holometabola, у которых строение конечностей, глаз и т. д. более примитивно.

Как уже упоминалось, Берлезе, И. И. Ежиков и Иммс объясняли черты примитивности личинок Holometabola вылуплением их из яиц на более раннем, чем у предков, этапе морфологической дифференцировки, рассматривая личинку как перешедший к свободному образу жизни эмбрион. Снодграсс считает возможным рассматривать личинку Holometabola как стадию, соответствующую личинке Hemimetabola, полагая, что у личинок происходит подавление признаков взрослого насекомого (путем инвагинации зачатков крыльев, утраты фасеточных глаз) и сохранение ряда эмбриональных особенностей при выработке признаков, адаптивных к специфичным условиям существования. Эти исследователи рассматривают полное превращение как возникающее на базе неполного.

Излагаемая мною точка зрения (ср. Гиляров, 1949) позволяет рассматривать и полное и неполное превращения как возникшие на базе эпиморфоза Apterygota при переходе имагинальной стадии к жизни в воздушной среде и к полету. Исходя из этой точки зрения и близких к ней представлений А. А. Захваткина (1953), А. Г. Шаров (1953, 1957) подчеркивает значение сравнительно-онтогенетического метода для понимания филогении насекомых. К взгляду на независимое развитие полного и неполного превращений у насекомых склоняется и Б. Н. Шванвич (1949).

«Куколка безусловно имеет аспект неполовозрелого imago», — утверждает Снодграсс (1944), основываясь на данных Е. Пояркова (1914). Чен (1955) также считает куколку одной из двух «взрослых стадий Holometabola». И. И. Ежиков (1929), А. Г. Шаров (1957) и др. рассматривают куколку как результат слияния нескольких предимагинальных возрастов. Ван-Эмден (1957) считает, что куколка филогенетически развилась из последнего личиночного возраста. И. В. Кожанчиков (1946) полагает, что куколка не гомологична каким-либо стадиям развития других насекомых.

Ни какая-либо морфологическая трактовка, ни анализ физиологических особенностей не дают объяснения возникновения стадии куколки, понять которое можно только в историко-экологическом аспекте, рассматривая его как следствие дивергентного развития различных стадий онтогенеза в связи с приобретением ими различных функций.

Это убедительно, хотя и косвенно, может быть доказано примерами приспособления различных возрастов Holometabola к разным условиям жизни. Так, у личинок Meloidae при переходе личинки от малоподвижного обитания в субстрате, служащем пищей, к активному прокладыванию ходов и изготовлению куколочной колыбельки, требующему изменения организации, возникает неподвижная и непитающаяся стадия перестройки, аналогичная стадии куколки, так называемая «ложная куколка». Конвергентно с Holometabola стадия куколки развивается и у самцов таких насекомых с неполным превращением, у которых при регрессивном развитии неподвижно живущих ранних стадий (особенно у самок) самцы сохраняют способность к полету (например, у Coccodea, у Aleurodidae).

На фоне этих двух основных типов развития (полного и неполного превращений) при сохранении общего принципа хода онтогенеза наблюдается очень широкое разнообразие адаптаций как взрослой, так и личиночной стадий к самым разнообразным условиям существования. Интересно, что у насекомых с неполным превращением (у которых переход от личиночной стадии к взрослой более постепенен, чем у Holometabola), сближение личиночного и имагинального образа жизни, вторичная утрата крыльев приводит к вторичной выработке более или менее прямого развития, как это свойственно, например, целым отрядам, таким как Anoplura или Grylloblattoidea. Прямое развитие характерно также, например, для бескрылых форм Phasmidae, для самок эмбий (и для самцов бескрылых видов, таких, как Haploembia solieri), для рабочих особей термитов и т. п.

Однако, конечно, такое прямое развитие отлично от прямого развития, например, Collembola, так как оно протекает на уровне нимфальной организации.

Вторичное прямое развитие наблюдается при сходных условиях существования личинок и взрослой стадии Hemimetabola независимо от условий среды: в почве (термиты), в подстилке (гриллоблатты), на деревьях (палочники), на теле млекопитающих (вши). Наоборот, приспособление личиночных и взрослых форм к разным условиям и резкое разделение функций на разных этапах онтогенеза у Hemimetabola ведет к возрастной дифференцировке, к возрастному полиморфизму и может даже вызвать конвергентную с Holometabola выработку полного превращения, как в упомянутом случае у самцов кокцид. У самцов Coccidae не смена сред обитания, а именно приспособление к разным функциям на разных этапах онтогенеза (питание при неподвижном образе жизни у личинок, полет и афагия имаго) приводит к полному превращению (и личинки и imagines обитают в сущности в одной среде).

При отсутствии столь далеко зашедшей специализации к разным функциям развитие Hemimetabola может сохранять признаки неполного превращения (отсутствие куколки) даже при обитании личинок и имаго в разных средах, что ведет к усложнению развития, но не к возникновению полного превращения. Примерами могут служить представители отрядов Amphibiotica, личинки которых вторично приспособились к жизни в воде, или Cicadina, личинки которых обитают в почве. В этих случаях личинки характеризуются наличием провизорных органов (например, трахейные жабры водных личинок) или своеобразным строением различных частей тела (маска личинок стрекоз, копательные ноги личинок цикад). Развитие таких форм связано не только с прогрессивным выявлением имагинальных признаков, но и с редукцией личиночных, адаптивных к среде, отличной от той, в которой обитает взрослая стадия.

У тех форм Hemimetabola, которые ведут сходный образ жизни в личиночной и имагинальной стадиях, постэмбриональное развитие характеризуется резким преобладанием прогрессивного развития различных систем органов без явных черт редукции личиночных органов. В этом случае наблюдается постепенное развитие, независимо от того, примитивны ли насекомые (как таракановые или эмбии) или ведут открытый, не связанный с почвой образ жизни и приспособились к очень специализированному способу питания (как, например, клопы).

У насекомых же с полным превращением, даже при сближении образа жизни личиночной и взрослой стадий, при утрате крыльев, а также при однотипном способе питания и передвижения личинок и имаго сохраняется развитие с прохождением стадии куколки.

Яркие примеры вторичной возрастной конвергенции у Holometabola представляют бескрылые самки Lampyris noctiluca, имеющие в общих чертах такое же строение, как и личинки (R. Vogel, 1915). Однако переход от личинки к имаго совершается у светляков с прохождением стадии куколки. Даже у совсем неотенического типа самок Lycinae превращение личинки в имаго совершается при нормальной линьке коричневой личинки в белую куколку и во время зачаточной линьки при превращении белой куколки вновь в коричневую самку (Konigsberger, 1912, по F. I. van-Emden, 1957).

Мьеберг (E. Mjöberg, 1925) описал трилобитоподобную самку Duliticola, и есть основания предполагать, что многие подобные формы принимались энтомологами за личинок (A. D. Imms, 1951).

У таких форм даже при большой степени тождественности строения личинок и имаго переход из ювенильного во взрослое состояние совершается через стадию куколки. Аналогичные примеры дает развитие бабочек чехлоносок Pachytelia unicolor, регрессивное развитие которых было подробно изучено Д. М. Федотовым (1945, 1956). Самки гусеницеобразны и держатся в тех же коконах, в которых жили гусеницы, но между стадиями гусеницы и непитающейся взрослой самки есть явная стадия куколки. Наличие стадии куколки между очень сходными личинкой и имаго у Holometabola (у светляков, чехлоносок и т. д.) показывает вторичный характер такого сходства, развившегося на базе обычного для жуков и чешуекрылых резкого различия личиночной и имагинальной стадий, в результате вторичного приспособления к сходным условиям существования. Например, у многих Staphylinidae можно заметить отдельные черты конвергенции личинок и imagines, что позволяет «узнавать» в личинке облик будущего жука — явление, обычно не наблюдаемое у Coleoptera.

Случаи конвергенции личиночной и имагинальной стадий у жуков позволяют говорить и о дивергенции стадий у Holometabola.

Следствием именно исторически давней возрастной дивергенции и приспособления личиночной стадии к питанию и росту, а имагинальной — к размножению и расселению (при обитании в различных условиях) объясняется резкое различие строения личинок и имаго у Holometabola. Недаром в последнее время авторитетные ученые склоняются к мнению, что возрастной диморфизм у насекомых следует рассматривать как частный пример полиморфизма (Wigglesworth, по I. Gordon, 1955).

Holometabola в связи с древностью расхождения образа жизни ювенильных и дефинитивных стадий, приведшего к их дивергенции, почти не имеют общих признаков в стадиях личинки и имаго (F. I. van-Emden, 1942).

При огромном разнообразии и специализации личиночных форм Holometabola возникает вопрос, какие из типов личинок более примитивны, как шла эволюция личиночных форм в этой группе насекомых.

Признаки личинок — такие же признаки организации, как признаки взрослых форм, и представление об их развитии не менее важно для решения филогенетических вопросов и систематики, чем представление о раз-

витии особенностей взрослых организмов, как это указывалось многими авторами. Применительно к насекомым новейшая сводка дана ван-Эмденом (1957). У нас на филогенетическом значении ювенильных признаков акцентировал внимание А. М. Сергеев (1943), литература, относящаяся к этому вопросу, приводится А. Г. Шаровым (1957). Более того, сам ход онтогенетического развития является важным филогенетическим показателем, что находит свое отражение и в современной систематике, например, в разделении насекомых на подклассы именно по типам развития (Hemimetabola, Holometabola и т. д.).

В свете развитой мною гипотезы о первичности связи насекомых с почвой более примитивными следует признать так называемых олигоподных (камподеовидных или тизануроидных личинок), особенно характерных для представителей низших семейств жуков и сетчатокрылых (Гиляров, 1949; Шаров, 1957). Эти личинки примитивны по многим показателям. Они обладают наибольшей полнотой организации и именно для них характерны многие черты сходства с аптериготами. Кроме того, для этих личинок характерна первичная связь с почвой и более, чем для других групп Holometabola, типично сходство характера питания личинки и имаго. Среди представителей этой группы преобладают хищники и сапрофаги (фитофагия наблюдается как исключение в более специализированных группах). Такой характер питания, как справедливо отмечал еще Зимрот (H. Simroth, 1891), является для наземных форм показателем примитивности.

У таких личинок часто имеются церки — органы, имеющие значение при обитании в почве и в подстилке (Гиляров, 1949).

От таких форм олигоподных (шестиногих) тизануроидных личинок легко выводятся и все другие более специализированные типы личинок. Так, хорошо прослеживаются некоторые приспособления к выходу на поверхность почвы (аналогичные приспособлениям к выходу на поверхность у тизанур, например, у Machilidae) от типично камподеовидных личинок к таким личинкам, как у Carabus, Silpha, Lampyris, Drilus, сопровождающиеся сильным уплотнением тергитов (особенно в сравнении с другими участками покровов) и разрастанием их краев с тенденцией к образованию паранотальных выростов.

Очень четкие ряды приспособлений, связанных с переходом от передвижения в скважинах почвы к активной прокладке в ней ходов, наблюдаются в таких сравнительно-морфологических рядах, как личинки Carabidae, Elateridae, Tenebrionidae. Соответствующие изменения организации легко проследить и в онтогенезе личинок Carabus, Blaps и др.; они сопровождаются редукцией церков и заменой их хитиновыми опорными отростками, усилением склеротизации покровов и т. д. Интересно, что вторичный переход личинок таких групп к передвижению в скважинах почвы не приводит к выработке признаков камподеовидных личинок, приспособление к движению в скважинах достигается иными путями, например дополнительной сегментацией, как у личинок Cardiophorini (Гиляров, 1942).

Хорошо выраженные ряды представляет последовательное приспособление личинок к жизни и к передвижению в твердом субстрате (в почве, в древесине), в котором личинки и питаются. Это ряды С-образных личинок, параллельно вырабатывающиеся в ряде семейств жуков (Scarabaeidae, Chrysomelidae-Eumolpinae, Bruchidae, Curculionidae, Ipidae и др.), у некоторых сетчатокрылых (Itonidae), у многих Lepidoptera (корнеобитающие Pyralididae, Satyridae).

В ряде случаев переход от тизануроидной формы к С-образной прослеживается в течение одного онтогенеза, например при таких формах гиперметаморфоза, как у Meloidae из жуков, у Mantispa в комплексе сетчатокрылых.

Переход к обитанию в субстрате, непосредственно служащем пищей, приводит к редукции конечностей. Это хорошо можно проследить в ряде групп личинок жуков (например, на рядах личинок Bruchidae, Curculio-

nidae и Ipidae), в пределах семейства усачей (Cerambycidae). У личинок некоторых видов зерновок и усачей можно проследить редукцию конечностей на протяжении онтогенеза.

Очень интересные североамериканские Micromalthidae, у которых в цикле развития имеется как типичная камподеовидная личинка с развитыми ногами, расчлененными на шесть члеников (как это свойственно личинкам жужелиц и других Adephaga), так и другие личиночные формы: безногие, С-образные, напоминающие личинок долгоносиков, либо вытянутые, похожие на личинок усачей или длинноусых двукрылых (данные H. S. Barber, 1913, 1918; N. F. Paterson, 1931; R. Paulian, 1949).

Пример Micromalthidae показывает реальную возможность происхождения безногих личинок такого типа, как у Diptera, от олигоподных тизануроидных личинок, возможность, прослеживаемую в развитии особей одного вида. Тенденцию к выработке признаков личинки двукрылого у личинки жука отмечал на примере Histeridae и А. Г. Шаров (1957).

Обитание безногих личинок в субстрате, служащем пищей, при переходе к экстраинтестинальному пищеварению приводит у Diptera к редукции ротового аппарата, рудименты которого у Cyclorrhapha выполняют в значительной мере функцию органов передвижения.

Среди представителей подотряда Brachycera есть и не экстраинтестинально питающиеся личинки, такие как Erinnidae и Syrphidae, имеющие развитую головную капсулу, и экстраинтестинально питающиеся формы, как Cyclorrhapha, у которых в связи с питанием пищей, разжиженной и переваренной выделяемыми наружу ферментами, редуцируются ротовые части и головная капсула, всегда развивающаяся у членистоногих как место прикрепления челюстной мускулатуры.

Ротовые крючки Cyclorrhapha, которые могут быть гомологизированы с мандибулами и максиллами Nematocera и Orthorrhapha (R. E. Snodgrass, 1924; W. Hennig, 1948), приобретают функцию не столько органов захватывания пищи, сколько органов фиксации переднего конца тела при движении личинки (Гиляров, 1949).

Переход олигоподных личинок к жизни на растениях, связанной с необходимостью лучшего удерживания на колеблющемся субстрате, приводит к формированию эруковидных личинок, таких как гусеницы чешуекрылых, ложногусеницы пилильщиков. Брюшные ложные ножки у панорпоидных личинок — явление вторичное. На это указывали О. М. Мартынова (по Шванвичу, 1949), М. С. Гиляров (1949) и особенно убедительно и всесторонне Хинтон (H. E. Hinton, 1955).

У некоторых личинок Tabanidae развиваются не только вентральные, но и дорсальные парные выросты на брюшке, несущие прикрепительные крючочки, как брюшные ноги гусениц. Вторичный характер таких выростов, конечно, не вызывает сомнений.

В сравнительно редких случаях перехода к жизни на поверхности растений личинок совершенно безногих, например, типулоидных Cylindrotoma splendens (A. E. Cameron, 1918) или долгоносиков родов Cionus и Phytonomus, у них на вентральной поверхности тела, как на брюшных, так и на грудных сегментах, развиваются прикрепительные бугорки — выросты стенок тела, очень напоминающие ложные ноги гусениц (Гиляров, 1949). С помощью этих бугорков безногие личинки удерживаются на листьях растений и ползают по ним, и их движения, например, личинок Phytonomus variabilis, очень похожи на движения гусениц; с последними у них, кроме локомоторных органов, много конвергентных приспособлений, определяемых сходными условиями существования (например, покровительственная зеленая окраска).

Развитие брюшных ног в местах, более или менее соответствующих местам закладки брюшных придатков эмбриона, не может служить доказательством тому, что полиподная личинка типа гусеницы отвечает более раннему этапу дифференцировки, чем олигоподные личинки. У личинок

Phytonomus, например, сериально гомологичные локомоторные бугорки есть и на брюшных и на грудных сегментах, причем мускулатура последних даже развивается (по J. Pérèz, 1911) за счет имагинальных дисков конечностей, но тем не менее все эти бугорки представляют собою явно вторичные образования.

С переходом гусениц к жизни в растительных тканях, например, у минирующих форм, наблюдается тенденция к редукции конечностей и брюшных выростов вплоть до полной их утраты (у ряда гусениц-минеров; Герасимов, 1952).

Адаптивный, а не эмбриональный характер С-образной формы личинок — вопрос, еще недавно бывший дискуссионным (M. Leffroy, 1923), был мною показан ранее (Гиляров, 1949).

Сравнительно-морфологические ряды личиночных форм, построенные с учетом их систематического и филогенетического положения (на основе данных изучения имагинальных стадий), а также сравнение различных этапов онтогенеза некоторых видов с полиморфными личинками показывают, что эволюция от олигоподных (камподеовидных) личинок к другим формам, в том числе и считавшимся некоторыми исследователями примитивными (С-образным, полиподным и т. д.), легко прослеживается, тогда как допущение эволюции в обратном направлении противоречило бы всей совокупности данных.

Во всех случаях наиболее примитивными оказываются камподеовидные личинки, обитающие в условиях, характерных и для Apterygota. Несомненно, что многие черты сходства таких личинок могут трактоваться и как явления параллелизма, но нельзя рассматривать это сходство только как результат конвергенции. Заведомо вторичный переход насекомых к жизни в почве (как в личиночном, так и во взрослом состояниях) никогда не приводит к выработке признаков «камподеовидности». Даже в тех случаях, когда достигается отдаленное сходство (например, личинки I возраста мух Bombyliidae), его функциональная обусловленность и вторичный характер не вызывают никаких сомнений. Подобные примеры только доказывают адаптивность камподеовидной формы.

Онтогенез Holometabola крайне осложнен дивергентными приспособлениями разных этапов развития. Однако личиночным формам нельзя отказать в значении для расшифровки путей филогенеза. Во всяком случае на основе сравнительно-морфологического и экологического, а где возможно и физиологического, изучения личинок можно говорить о филогенезе типов онтогенетического развития у насекомых и достаточно обоснованно судить о преемственности между низшими насекомыми и Holometabola, поскольку в таком случае сравниваются морфологически и онтогенетически эквивалентные формы.

Олигоподные камподеовидные (тизануроидные) личинки характерны для низших представителей именно древнейших отрядов Holometabola, они обитают в среде, характерной и для Apterygota, они примитивны и по характеру питания. По морфологическим особенностям личинки Carabidae, характеризующиеся наибольшей полнотой организации среди личинок такого типа, вполне сравнимы, как показывают исследования Жаннеля (R. Jeannel, 1941) и Обенбергера (J. Obenberger, 1952), с тизанурами (например, по такому важному для понимания эволюции разных групп членистоногих признаку, как расчленение конечностей).

Для Holometabola характерно разделение путей эволюции личинок и имаго. Строение личинок, их «ценогенетические» признаки ранее считались не имеющими значения для проверки филогенетических представлений. Однако несомненно, что и личиночные признаки и особенности взрослых форм равнозначны для характеристики каждого вида, что можно судить о филогенетических отношениях различных групп не только по признакам взрослых форм, но также по личиночным и даже эмбриональным признакам (Ежиков, 1939, 1953; van Emden, 1957, и др.). Такие признаки

для понимания филогении и систематики имеют важное значение. Примерами могут служить деление многоклеточных на первичноротых и вторичноротых, позвоночных на Anamnia и Amniota, деление крылатых насекомых на Hemimetabola и Holometabola и т. п.

Совершенно закономерно говорить и об эволюции личиночных форм и об эволюции онтогенезов в целом. Недостаточность знания онтогенезов членистоногих до сих пор отражается и на наших филогенетических схемах (Шпет, 1957). По личинкам можно составить представление о филогенетических связях отдельных групп и видов не менее надежное, чем по взрослым формам. В качестве примера можно привести щелкунов (Elateridae), изучение личинок которых позволяет выяснить основные направления филогенетического развития (Гиляров, 1942), соотношения между различными трибами (J. A. Hyslop, 1917) и в пределах триб (Гиляров и Курчева, 1955). Аналогичные примеры дают личинки Meloidae (Захваткин, 1931, 1932) и многие другие изученных под этим углом зрения группы насекомых.

Разумеется, для реконструкции филогенеза имагинальных форм, рекапитулятивного значения для понимания особенностей взрослых насекомых личинки Holometabola не имеют. Только истории принадлежат наивные предположения, что безногая личинка мухи «рекапитулирует» червя, а гусеница — многоножку!

Но при анализе филогенеза личиночных форм должны учитываться именно личиночные признаки, и в ходе развития личинок закономерно искать случаи рекапитуляции личиночных форм предков.

Анализ морфологических изменений в случаях, например, гиперметаморфоза показывает, что именно камподеовидная стадия у многих жуков (Carabidae, Staphylinidae, Meloidae) или сетчатокрылых (Mantispidae) более примитивна, характеризует ранние периоды развития, а С-образная форма — вторичное приспособление старших возрастов к специфическим условиям существования, возникающее на базе камподеовидной личинки.

При решении вопросов о первичности того или иного типа личинок следует учитывать и данные анализа их принадлежности к группам, филогенетическое положение которых может быть установлено по всему комплексу их особенностей, в том числе обязательно и по имагинальным признакам. В этом отношении очень показательно, что, например, С-образная форма тела личинок очень характерна для представителей высших, более специализированных групп насекомых (среди жуков — долгоносики, короеды и т. п.). Это же относится и к полиподным личинкам: Lepidoptera и Tenthredinidae — несомненно высшие группы.

Не менее доказательны и сравнительно-экологические данные. Личинки Holometabola, не имеющие камподеовидного строения, характеризуются более специализированными типами питания; например, С-образные личинки чаще всего растительноядные или же специализированные паразитоидные хищники. Растительноядны и полиподные личинки [4]. Анализ же особенностей питания разных групп низших наземных беспозвоночных показывает, что способность к питанию живыми высшими растениями вырабатывается только на довольно поздних ступенях эволюции, что хорошо прослеживается на нематодах (Anguillulata), изоподах (Hemilepistus), клещах (Tetranychoidea) и др.

Заслуживает внимания и то, что среди Holometabola клейдоичные (т. е. обеспеченные влагой) яйца бывают, как правило, у тех групп насекомых, у которых личинки не камподеовидны, а яйца форм с камподеовидными личинками неклейдоичны, т. е. менее приспособлены к развитию в сухих условиях.

---

[4] Так называемые «протоподные» личинки яйцеедов (Proctotrupidae и Chalcididae) настолько специализированы, что не может быть и речи об их примитивности

Сравнительно-морфологический, онтогенетический и сравнительно-экологический анализы особенностей разных форм личинок Holometabola показывают, что тизануроидные (камподеовидные) личинки наиболее примитивны и что от них правомочно выведение личинок Holometabola других типов строения.

Применение сравнительно-экологического метода позволяет понять причины изменений хода онтогенеза в течение филогенетического развития насекомых. При этом анализе важно выделять ведущие для той или иной стадии функции, так как именно разделение ведущих функций во времени определяет ход онтогенеза, его прогрессивное или регрессивное течение.

Попытка реконструкции смены условий существования в течение филогенетического развития и сравнительно-экологическая характеристика различных групп служат хорошим дополнительным критерием при проверке филогенетических схем. В частности, такой анализ показывает правомочность гипотезы о происхождении современного полного и неполного превращения насекомых от более примитивного типа развития, свойственного Apterygota и, по-видимому, бывшего исходным и для древних Pterygota (Гиляров, 1948; Захваткин, 1953; Шаров, 1953, 1957). Сравнительно-экологический анализ легко выявляет несостоятельность всех гипотез о первичной водности насекомых и о происхождении Pterygota от форм, развивавшихся в воде.

Литература

Герасимов А. М., 1952. Гусеницы. I. Фауна СССР, Нов. сер., № 56, т. I, вып. 2.

Гиляров М. С., 1942. О причинах дивергентной эволюции обитающих в почве личинок щелкунов, ДАН СССР, т. XXXVI, № 8.— 1945. Влияние характера расселения на ход онтогенеза насекомых, Журн. общ. биол., т. 6, № 1.— 1949. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых, Изд-во АН СССР, М.—Л.

Гиляров М. С. и Курчева Г. Ф., 1953. Личинки щелкуна Synaptus filiformis F. и место этого рода в системе Agriotini, Зоол. журн., т. XXXII, вып. 6.

Ежиков И. И., 1929. Метаморфоз насекомых, М.— 1939. О типах развития многоклеточных из яйца, Сб. памяти акад. А. Н. Северцова, I, Изд-во АН СССР, М.—Л.— 1953. Особенности ранних эмбриональных стадий при неполном и полном превращении у насекомых, Тр. Ин-та морфологии животных, вып. 8.

Залесский Ю. М., 1949. Происхождение крыльев и возникновение полета у насекомых, Успехи соврем. биол., т. XXVIII, вып. 3 (6).

Захваткин А. А., 1931. Паразиты кубышек вредных саранчевых Средней Азии, Изд. УзСТАЗР, Ташкент.— 1932. Beschreibung eines merkwürdigen Meloë-Triungulinus aus Turkestan, Zschr. f. Parasitenkunde, Bd. 4, Hft. 4.—1953. Сборник научных работ, Изд-во МГУ, М.

Зенкевич Л. А., 1951. Фауна и биологическая продуктивность морей, т. I, Изд-во «Сов. наука», М.

Кожанчиков И. В., 1946. К физиологии и биологическому значению куколки в цикле развития метаморфных насекомых, Изд-во АН СССР, Отд. биол. наук, вып. 2-3.

Мартынов А. В., 1937. О крыльях термитов в связи с вопросом филогении этой и соседних групп насекомых, Сб. в честь акад. Н. Д. Насонова, Изд-во АН СССР.— 1938. Очерки геологической истории отрядов насекомых, Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 7, вып. 4.

Поярков Е., 1914. Essai d'une théorie de la nymphe des insectes holométaboles, Arch. Zool. Exper. Gén., vol. 54.

Сергеев А. М., 1943. Эволюция эмбриональных приспособлений у рептилий, Изд-во «Сов. наука», М.

Федотов Д. М., 1945. Эволюционное значение регрессивных изменений в онтогенезе, Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы, сер. биол., т. 50, № 3-4.—1956. Les phénoménes de regression dans le développement de certains insectes superieurs, Proc. XIV Int. Congr. Zool., Copenhagen.

Шаров А. Г., 1953. Развитие щетинохвосток (Thysanura, Apterygota) в связи с проблемой филогении насекомых, Тр. Ин-та морфологии животных, вып. 8.— 1957. Сравнительно-онтогенетический метод и его значение в филогении (на примере насекомых), Зоол. журн., т. XXXVI, вып. 1.

Шванвич Б. Н., 1949. Общая энтомология, Изд-во «Сов. наука», М.

Шпет Г. И., 1957. О связи между онтогенезом и филогенезом у членистоногих, Зоол. журн., т. XXXVI, вып. 1.

Barber H. S., 1913. The remarkable life history of a new family (Micromalthidae) of beetles, Proc. Biol. Soc. Washington, vol. 26.— 1918. Observations on the life history of Micromalthus debilis Lec., Proc. Entomol. Soc. Washington, vol. 15.
Barlet J., 1956. Quelques relations nouvelles entre insectes et crustacées, Tenth Intern. Congr. Entomol., Sect. 2, Morph. and Anatomy, Montreal.
Berlese A., 1913. Intorno alle metamorfosi degli insetti. Redia. vol. 9, N. 1.
Cameron A. E., 1918. Life-history of the leaf-eating crane-fly Cylindrotoma splendens, Ann. Entomol. Soc. Amer., vol. 11, No. 1.
Carpenter F. M., 1948. Supposed nymphs of Palaeodictyoptera, Psyche, vol. 55.
Chen S. H., 1946. Evolution of insect larva, Trans. Roy. Entomol. Soc. London, vol. 97.—1955. The origin and evolution of the class Insecta, Acta Entomol. Sinica, vol. V, No. 1.
Crampton G. C., 1931. The Entomologist, vol. 64 (по van Emden, 1957).
Denis R., 1949. Sous-classe des Aptérygotes. Traité de Zoologie publ. par P. P. Grassé, t. IX.
Emden van F. I., 1942. A key to the genera of larval Carabidae, Trans. Roy. Entomol. Soc. London, vol. 92, pt. 1.—1957. The taxonomic significance of the characters of immature insects, Ann. Rev. Entomol., vol. 2.
Gordon I., 1955. Importance of larval characters in classification, Nature, vol. 176.
Handlirsch A., 1928. In: Schröder, Handb. d. Entomologie, Bd. III, G. Fischer, Jena.
Handschin E., 1956. On the systematic position of the Collembola, Abstr. Tenth Int. Congr. Entomol., Sect. 2. Morph. and Anat., 12; 35; Montreal.
Harding J. P., 1953. The evolution of terrestrial habits in an Ostracod, Symposium on Organic Evolution, Bull. No. VII, New-Dehli.
Hennig W., 1948. Die Larven von Dipteren, Bd. I, Berlin.
Henson H., 1946. The theoretical aspect of insect metamorphosis, Biol. Rev., vol. 21, No. 1.
Hinton H. E., 1953. Some adaptations of insects to environments that are alternately dry and flooded, Trans. Soc. Brit. Entomol., vol. II, pt. 2.— 1955. On the structure, function and distribution of the prolegs of the Panorpoidea, with the criticism of the Berlese-Imms theory, Trans. Roy. Entomol. Soc. London., vol. 106, pt. 13.
Hyslop J. A., 1917. The phylogeny of the Elateridae based on larval characters, Ann. Entomol. Soc. Amer., vol. 10.
Imms A. D., 1936. The ancestry of insects, Trans. Soc. Brit. Entomol., vol. 3, No. 1.— 1951. A textbook of entomology, London.
Ionescu M. A., 1955. Diplura, Fauna Rep. Pop. Rom., vol. VII, fasc. 2.
Jeannel R., 1941. Coléoptères carabiques, Faune de France, 39.
Jeschikow J., 1929. Zur Frage über die Entstehung der vollkommenen Verwandlung, Zool. Jb., Abt. f. Anat., Bd. 50.
Kéler St., von. 1955. Entomologisches Wörterbuch, Deutsch. Akad. d. landw. Wiss., Wiss. Abh., Nr. 12, Berlin.
Laméere A., 1900. La raison d'être de métamorphoses chez les insectes, Ann. Soc. Entomol. Belg., t. 43.
Leffroy M., 1923. Manual of entomology, L.
Lemche H., 1940. The origin of the winged insects, Vidensk. Medd. nat. Foren. København, t. 104.
Mjöberg E., 1925. The mystery of the so called «Trilobite-larvae» or «Perty's larvae» definitely solved, Psyche, vol. 32.
Obenberger J., 1952. Entomologie, I, Praha.
Osborn H., 1908. The habits of insects as a factor in classification, Ann. Entomol. Soc. Amer., vol. 1, No. 1.
Paterson N. F., 1931. On the external morphology of South African species of Micromalthus (Col.), Trans. Roy. Entomol. Soc., London, vol. 82.
Paulian R., 1949. Heterogastra, Traité de Zoologie publ. par P. P. Grassé, t. IX.
Pérèz J., 1911. Disques imaginaux des pattes chez le Phytonomus, C. R. Soc. Biol., t. 95.
Simroth H., 1891. Die Entstehung der Landtiere, Leipzig.
Snodgrass R. E., 1924 (по Hennig, 1948).— 1944. Insects, their ways and means of living, The Smithsonian, Ser. V, No. V.
Stach J., 1955. Klucze do oznaczania owadow Polski, Cz. II, Scoczogonki, Warszawa.— 1955. Klucze do oznaczania owadow Polski, Cz. III—V. Warszawa.
Tiegs O. W., 1940. The embryology and affinities of the Symphyla, based on a study of Hanseniella, Quart. J. Micr. Sci., vol. 82.
Tuxen S. L., 1956. Relationships of Protura, Tenth Intern. Congr. Entomol., Sect. 2. Morph. and Anat.
Verhoeff K. W., 1910. Über Felsenspringer, Machiloidea, Zool. Anz., Bd. 36.
Vogel R., 1915. Beitrag zur Kenntnis des Baues und der Lebensweise der Larve von Lampyris noctiluca, Zschr. f. wiss. Zool., Bd. 112.
Weber H., 1933. Lehrbuch der Entomologie, G. Fischer, Jena.
Yonge C. M., 1948. Bottom fauna of the sea, Research, vol. 1, No. 13.

EVOLUTION OF THE POSTEMBRYONIC DEVELOPMENT AND THE TYPES OF INSECT LARVAE

M. S. GHILAROV

Institute of Animal Morphology of the Academy of Sciences of the USSR (Moscow)

Summary

1. In the light of the author's thesis on the primary dwelling of insect ancestors in the soil and litter, phylogenic changes of the postembryonic development of insects may be regarded as follows. Ancient primitive insects (as well as the majority of recent Myriapods and Apterygota) were dwelling in the soil and litter at all the stages of the postembryonic development, leaving these environments and emerging on the soil surface only at the adult stage for mating, dispersal and reproduction. Such primary insects were characterized by the direct postembryonic development or such a developmental type which, with respect to Thysanura, is designated "protometaboly" (A. G. Sharov) or orthomorphosis (Verhoeff).

2. Further changes of the ontogeny of insects in the course of their phylogenic development went in two directions connected with the adaptation of the imaginal stage to the open mode of life and to the active dispersal in the aerial medium: a) juvenile stages adapted themselves to the environmental conditions of the adult stage hatching from the eggs at a later stage of the morphological differentiation, and b) along with the progressive adaptation of adult insects to the active dispersal and open mode of life, the juvenile ones retained the ancient mode of life (in the soil etc.) under the conditions of sufficient humidity and food supply, hatching from the eggs at an earlier stage of the morphological differentiation.

3. Comparative analysis of the larval forms of recent Holometabola shows the oligopod (thysanuroid, campodeoid) forms to be the most primitive ones. All other types of larvae may be deduced from this type and regarded as the consequence of the adaptations to the peculiar envorinmental conditions.

4. Similarity of the early stages of the postembryonic development of Hemimetabola to the adult stage is due to the similarity of the environmental conditions of the organism throughout its ontogeny, the similarity having taken place in the course of the phylogeny of the representatives of these groups. In the larvae of Hemimetabola adapting to the conditions differing from those of the imaginal stage, the secondary character of such adaptations may be readily found out even if they are very ancient (e. g., adaptation to aquatic life in the larvae of Odonata and Ephemeroptera).

5. Ecologic-phylogenic analysis enables the understanding of the peculiarities of the ontogeny of different groups of insects.



ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXVI | 1957 | ВЫП. 11

НОВЫЕ И ИНТЕРЕСНЫЕ САРАНЧОВЫЕ (ORTHOPTERA, ACRIDIDAE) ИЗ ИРАНА

Г. Я. БЕЙ-БИЕНКО

Зоологический институт Академии наук СССР (Ленинград)

Фауна саранчовых Ирана, как одного из важнейших древних центров формообразования, отличается богатством видового состава и наличием ряда эндемичных родов и триб. Тщательное изучение этой фауны, особенно в южных частях страны, еще и в настоящее время продолжает приносить все новые и новые данные. И нет сомнения, что интенсивное ее изучение позволит уже в недалеком будущем дать всесторонний зоогеографический анализ саранчовых Ирана с оценкой взаимоотношений с соседними фаунами и обоснованием зоогеографического районирования.

В последние годы деятельную роль в прогрессе наших знаний о саранчовых Ирана стали играть иранские энтомологи; этому способствуют, в частности, производимые ими сборы коллекционных материалов и предоставление их для изучения специалистам.

Настоящая статья основана на изучении коллекции саранчовых, полученной нами от иранского энтомолога Мир Салаватяна через Н. В. Александрова. В статью вошли лишь наиболее интересные данные — описания новых видов и сведения о нескольких недостаточно изученных видах.

Автор выражает свою признательность названным выше энтомологам за предоставление для изучения интересного материала.

Типы описываемых новых видов хранятся в Зоологическом институте АН СССР в Ленинграде.

Dericorys vitrea, sp. n. (рис. 1)

Иранский Белуджистан: Касркенд, 27.IV 1949, 1 самец и 1 самка (Макони); Пишин (на границе с Пакистаном), 10.III 1949, 1 самец и 1 самка, тип (Мир Салаватян); Коллани, 31.III. 1949, 1 самка (Макони).

Рис 1. Dericorys vitrea, sp. n., амка, тип

Голова и переднеспинка сбоку

Тело маленькое, буроватое или буровато-серое, у самца значительные участки тела белого цвета. Усики у самца немного длиннее, у самки немного короче головы с переднеспинкой. Лоб самца сильно скошен. Лобное ребро слегка выступает вперед между усиками, особенно у самца, резко сжато под глазком; далее книзу с явственной бороздкой и постепенно расширяется к наличнику; над глазком расширенное и почти плоское. Вершина темени в 1,5 раза шире лобного ребра между усиками, спереди не замкнута, по бокам с резкими краями, поверхность слегка вдавлена, без явственного продольного киля. Теменные ямки развитые, но слабо вдавленные и со стертым нижним краем. Срединный киль переднеспинки в прозоне

слабо приподнят, в профиль тупоугольный, с прямыми сторонами, передний край переднеспинки хорошо обособлен и слегка приподнят, прозона в 1,5 раза длиннее метазоны, метазона с зачатком срединного киля, задний край у самца округлен, у самки округло-тупоугольный. Боковые лопасти переднеспинки в длину заметно больше, чем в высоту. Бугорок переднегруди слабый, низкий, у самца треугольный, с прямоугольной вершиной, у самки почти неявственный, в виде слабого вздутия, передняя поверхность плоская, с тупоугольной вершиной; боковые лопасти среднегрудки одинаковой длины и ширины, их внутренние углы округло притуплены, промежуток явственно расширен кзади, у самки явственно поперечный, у самца спереди довольно узкий. Надкрылья умеренно заходят за задние колена, с беловатой полосой в костальном поле. Крылья бесцветные, прозрачные, кроме матового косто-радиального поля, жилки веера чуть голубоватые. Задние голени слегка изогнуты в вершинной части, серые, без темных перевязей, с обеих сторон с 11 (12) шипами, все шипы с черными концами, внутренние заметно длиннее наружных, у самки слегка розоватые изнутри. Длина тела самца 13,5—14,5, самки 21,5—24; переднеспинки самца — 2,8—3, самки — 4—4,8; надкрылий самца — 13—13,5, самки — 17—19; задних бедер самца — 9—9,3, самки — 11,5—13 *мм*.

По совокупности признаков близок к D. ramachandrai Uv. из Западного Пакистана (B. P. Uvarov, 1933); отличается вполне развитыми надкрыльями и крыльями, более слабым развитием бугорка переднегруди, деталями строения головы и переднеспинки и бóльшим числом шипов на задних голенях.

Iraniobia mesoptera B.-Bienko

Иранский Белуджистан: Сараван, 18.V 1950, 1 самец (Мир Салаватян).

Описан из Иранского Белуджистана (р. Дезук) по единственному самцу. Приводимый из Саравана самец сходен с типом по всем основным признакам, указанным в диагнозе вида и в определительной таблице (Бей-Биенко, 1954).

Iraniobia zarudnyi Uv.

Юго-восточный Иран: дорога Хаш-Захедан, 10.V 1949, 1 самка (Мир Салаватян).

Самка (nova). По укороченным надкрыльям, едва заходящим за середину брюшка, строению лобного ребра и пластинчато-языкообразному отростку переднегруди сходна с самцом. Тело крупнее. Лобное ребро над глазком почти вдвое шире, чем в наиболее суженной части под глазком. Переднеспинка в прозоне с резко приподнятыми, неправильными и прерванными боковыми килями. Отросток переднегруди на вершине более широко округлен, чем у самца. Промежуток между лопастями среднегрудки почти в 2,5 раза больше в ширину, чем в длину. Все ноги в густых светлых волосках. Длина тела — 23, переднеспинки — 6,1, надкрылий — 10, задних бедер — 13 *мм*.

До сих пор вид был известен по одному полу и одному экземпляру. Обнаруженная самка вполне отвечает основным признакам самца и позволяет четко очертить отличия этого вида от остальных.

Iraniobia salavatiani, sp. n.

Иранский Белуджистан: Сараван, 15.V 1950, 1 самец (Мир Салаватян).

Самец. Внешне сходен с I. pavlovskii B.-Bienko. Тело буровато-темносерое, снизу светлое. Усики немного короче головы с переднеспинкой, чер-

новато-бурые. Лобное ребро над глазком с резкими параллельными килями, сразу под глазком явственно сужено, далее постепенно расширяется, но у наличника стертое. Вершина темени с параллельными боковыми килевидными краями, расстояние между глазами на темени вдвое превышает ширину лобного ребра между усиками. Переднеспинка в прозоне слегка выпуклая, с тонкими неправильными боковыми килями, в метазоне почти плоская, задний край тупоугольный. Переднегрудной выступ пластинчатый, к вершине слегка расширенный и по краю округло выемчатый, ширина его немного меньше ширины тазиков передних ног. Промежуток между боковыми лопастями среднегрудки почти вдвое шире соответствующего промежутка заднегрудки. Надкрылья достигают вершины задних бедер, темно-серые, в нерезких пятнышках. Крылья серовато-голубоватые (?). Задние бедра в довольно густых, но не длинных волосках, изнутри и снизу палевые. Задние голени в густых волосках, грязновато-серые, слегка изогнутые. Церки на вершине, резко сужены и вооружены асимметрично сидящим зубчиком, продолжающим собою верхний край церка. Длина тела — 22, переднеспинки — 7, надкрылий — 17, задних бедер — 14,5 *мм.*

По строению переднегрудного выступа, а также вершины темени, вооружению вершины церка и окраске задних голеней этот вид резко отличается от всех остальных видов рода.

Обращает на себя внимание то обстоятельство, что в районе Саравана в Иранском Белуджистане одновременно встречаются три вида рода Iraniobia B.-Bienko, включая описанный отсюда I. pavlovskii B.-B.

Название вида дано по имени нашедшего его Мир Салаватяна.

Paraconophyma (?) pusilla, sp. n. (рис. 2)

Фарс: Комехр, Динарский хребет, 4.VIII 1949, 1 самка (Мирзаян).

Самка. Тело маленькое, желтовато-бурое. Голова с умеренно наклоненным лбом и сильно выпуклой верхней стороной, позади глаз с черной полосой. Вершина темени наклонная, вдавленная, около середины умеренно расширенная, в длину едва более чем вдвое превосходит ширину, сзади со слабым срединным килем, переходящим на затылок, теменные ямки неявственные. Лобное ребро в верхней половине плоское, немного у́же расстояния между глазами на темени, с параллельными краями, под глазком со слабой бороздкой и чуть расходится книзу, у наличника почти со стертыми краями. Вертикальный диаметр глаза в 1,5 раза больше подглазного расстояния. Переднеспинка довольно короткая, без боковых килей, со слабым срединным килем в метазоне, слегка расширена кзади, почти цилиндрическая, прозона в 1,5 раза длиннее метазоны, задний край прямой. Боковые лопасти переднеспинки одинаковой длины и высоты, в верхней части с широкой бурой продольной полосой, в нижней части с косой черной полосой. Переднегрудь снизу с небольшим остроконическим бугорком; поперечная борозда среднегрудки явственно выгнута назад, как у рода Paregnatius Uv., промежуток между боковыми лопастями вдвое превышает свою длину, кзади расширенный. Надкрылья удлиненно овальные, примерно в 3 раза больше в длину, чем в ширину, буроватые, с более светлой анальной частью, прикрывают



Рис. 2. Paraconophyma (?) pusilla, sp. n., самка, тип
Передняя часть тела сверху

тимпанальный орган и немного заходят за задний край заднеспинки (задние ноги утрачены). Брюшко снизу и частью по бокам светлое, верх слегка буроватый с слабыми косыми буроватыми полосками по бокам. Анальная пластинка удлиненно-треугольная. Яйцеклад с остро пластинчатыми, черными наружными краями створок и резкой предвершинной выемкой на верхних и нижних створках, вершина черная. Длина тела — 13,5, переднеспинки — 2,5, надкрылий — 2,4 *мм*.

Резко отличается от других видов рода Paraconophyma Uv. прямым задним краем переднеспинки и формой поперечной борозды среднегрудки. Возможно, относится к самостоятельному роду, но отсутствие самца и данных о строении задних ног не позволяют высказать окончательного суждения.

Сходство с родом Paregnatius Uv. по внешнему виду и по форме поперечной борозды среднегрудки является чисто конвергентным; строение головы и бугорок переднегруди говорят против какого-либо сближения описываемого вида с представителями подсемейства Egnatiinae.

Paranothrotes Mistsh.

Paranothrotes Мищенко, 1951 (21. III), стр. 519 (тип рода — Paranothrotes tenuicornis Mistsh. из Северного Ирана). — Nocaropsis Ramme, 1951 (15.IV), S. 278, 289 (тип рода — Nocarodes gotvendicus Bol. из Западного Ирана и Ирака).

Типы обоих родов столь близки между собой, что Л. Л. Мищенко поместил их в один и тот же род Paranothrotes Mistsh. (Мищенко, 1951). Вследствие этого род Nocaropsis Ramme, как опубликованный позднее, должен считаться чистым синонимом Paranothrotes Mistsh.

Ниже описывается новый вид этого рода.

Paranothrotes diamesus, sp. n. (рис. 3)

Керман: Занджан, VI. 1954, 1 самка (Алаи).

Самка. Серо-бурая со светлым, морщинистая. Лобное ребро у вершины темени едва сужено, под глазком стерто. Верх головы выпуклый, почти гладкий, с сильно наклоненной вершиной темени, боковые края которой вполне тупые и кажутся чуть вогнутыми; межглазное расстояние на темени немного шире поперечного диаметра глаза. Переднеспинка кзади сильно расширена, сверху цилиндрическая, с очень низким полустертым срединным килем и слабо выраженной бороздкой вдоль него, передний и задний края почти прямые; высота переднеспинки сбоку равна ее длине по срединному килю. Переднегрудной выступ узкий, удлиненно треугольный, с округло притупленной вершиной. Боковые лопасти среднегрудки с сильно скошенными и резко расходящимися назад боковыми краями, промежуток между ними сзади почти вдвое шире, чем спереди. Задние бедра с низким, почти прямым верхним килем, лишенным явственных зазубрин, снизу и изнутри черные. Задние голени сверху и изнутри ярко-желтые, в вершинной части вместе с лапкой розовые, шипы короткие, толстые, внутренние (числом 9) с вполне черной внутренней стороной, наружные (числом 10) с черной

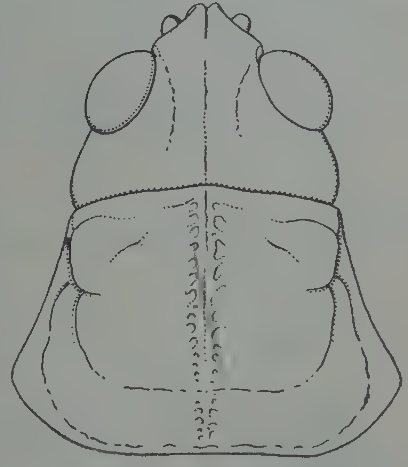


Рис. 3. Paranothrotes diamesus, sp. n., самка, тип
Голова и переднеспинка сверху

вершиной. Присоска между коготками лапок маленькая, короче половины длины коготков. Брюшко по бокам с явственным тимпанальным органом, все тергиты без срединного шипа сзади, последний стернит сзади с тонкими продольными морщинками. Яйцеклад с темными створками, нижняя пара снизу по бокам с округлой срединной ямкой. Длина тела — 38, переднеспинки — 7,2, задних бедер — 14,5 *мм*.

Этот вид отнесен к роду Paranothrotes Mistsh. лишь условно, так как резко отличается от всех известных видов данного рода не сжатой с боков переднеспинкой с полустертым срединным килем. Внешне сходен с представителями рода Nocaracris Uv., но отличается от них развитым тимпанальным органом. Следует однако отметить, что подразделения на роды в группе Paranocarodes Bol. — Nocaracris Uv. — Nocarodes F.-W. не могут считаться уже вполне установившимися и требуется дальнейшая разработка систематики этой группы.

Описываемый вид позволяет заметно продвинуть на восток до Кермана границу распространения всей упоминавшейся группы родов.

Dociostaurus genei Ocsk.

Западный Иран: Касре-Ширин (на границе с Ираком), Курдистан, 21.V 1951, 1 самец (F. B.).

Широко распространенный средиземноморский вид. Однако раньше смешивался с D. tartarus Uv. и Notostaurus albicornis Ev., поэтому прежние указания из Ирана нельзя считать достоверными. В последние десятилетия отсюда не приводился, и наше указание является за это время первым для Ирана.

В сопредельных странах достоверно известен из Турции до ее юго-восточной части, Ирака и Сирии. В Иране, видимо, ограничен в своем распространении лишь западной его частью.

Литература

Бей-Биенко Г. Я., 1954. Новые виды и роды прямокрылых насекомых (Orthoptera) из СССР и сопредельных стран, Зоол. журн., т. XXXIII, вып. 2.

Мищенко Л. Л., 1951. Ревизия саранчевых из рода Paranocarodes I. Bol. (Saltatoria—Orthoptera, Acrididae) и их ближайших родичей, ДАН СССР, т. LXXVII, № 3.

Ramme W., 1951. Zur Systematik, Faunistik und Biologie der Orthopteren von Südost-Europa und Vorderasien, Mitt. Zool. Mus. Berlin, Bd. 27.

Uvarov B. P., 1933. Three new species of the genus Dericorys Serv. (Orthoptera, Acrididae), Ann. Mag. nat. Hist. (10), vol. XI.

NEW AND INTERESTING GRASSHOPPES (ORTHOPTERA, ACRIDIDAE) FROM IRAN

G. Ya. BEY-BIENKO

Zoological Institute of the Academy of Sciences of the USSR (Leningrad)

Summary

The present paper includes descriptions of four new species of Acrididae from Iran, as well as records of some insufficiently known species. The types are deposited in the Zoological Institute in Leningrad.

Dericorys vitrea, sp. n. (fig. 1). Baluchistan: Kasrkand, Pichin (including the type) and Kollani.

Small. Frontal ridge sligthly prominent between antennae, especially in ♂, roughly constricted under the ocellum and distinctly sulcate, widended above the ocellum and practically flat. Fastigium of vertex half again as broad as the frontal ridge between antennae.

Median keel of pronotum in prozona low, seen in profile obtuse-angular and with both sides straight. Prosternal tubercle weak, low, in ♂ triangular, in ♀ practically indistinct: mesosternal lobes as broad as long, with inner angles obtusely rounded, interspace distinctly widended posteriorly. Elytra moderately extending beyond the hind knees. Wings hyaline. Hind tibiae grey, with 11(12) spines on each margin. Length of body ♂ 13.5—14.5, ♂ 21.5—24; pronotum ♂ 2.8—3, ♀ 4—4.8; elytra ♂ 13—13.5 ♀ 17—19; hind femor ♂ 9—9.3, ♀ 11.5—13 mm.

Iraniobia salavatiani sp. n. Baluchistan: Saravan.

♂. Superficially similar to I. pavlovski B.-Bienko. Prosternal tubercle lamellate, slightly reaching the apex of hind femora. Hind tibiae pale inside and beneath. Cerci with widened toward the roundly emarginate apex, narrower than anterior coxae. Elytrae asymmetrical spinule on the apex. Length of body 22, pronotum 7, elytra 17, hind femora 14.5 mm.

Paraconophyma (?) pusilla, sp. n. (fig. 2). Fars: Komehr, Dinar Range.

♀. Head strongly convex above. Fastigium of vertex sloping, moderately widened at the middle, scarcely twice as long as broad; foveolae indistinct. Pronotum relatively short, lateral keels absent, metazona with a feeble median keel, hind margin straight. Prosternal tubercle small; transverse sulcus of the mesosternum bent backwards in the middle. Elytrae elongate oval, cowered the tympanum and a little extending beyond hind margin of the metanotum. (Hind legs missing). Length of body 13.5, pronotum 2.5, elytra 2.4 *mm*.

Paranothrotes diamesus, sp. n. (fig. 3). Kerman: Zandjan.

♀. Upper surface of head convex, fastigium of vertex strongly oblique; interspace between eyes on the vertex a little broader than transverse diameter of an eye. Pronotum strongly broadened posteriorly, cylindrical above, with a very low, subobliterate median keel, longitudinal sulcus feeble; anterior and hind margins practically straight. Prosternal spine narrow, triangular. Mesosternal lobes with inner margins strongly oblique. Hind femora with the upper keel low, practically straight, black inside and beneath. Hind tibiae bright yellow inside and above, apical part rose. Tympanum well developed. Length of body 38, pronotum 7.2, hind femor 14.5 mm.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXXVI 1957 ВЫП. 11

НОВЫЕ ВИДЫ И ОСОБЕННОСТИ ГЕОГРАФИЧЕСКОГО РАСПРОСТРАНЕНИЯ ПЧЕЛИНЫХ РОДА EREMAPHANTA POPOV (HYMENOPTERA MELITTIDAE)

В. В. ПОПОВ

Зоологический институт Академии наук СССР (Ленинград)

Фауна пчелиных Средней Азии, достаточно хорошо изученная, включает около 1200 видов, относимых, по современным представлениям, более чем к 70 родам. Только немногие из этих родов эндемичны для Средней Азии или для Средней Азии и Восточного Средиземноморья. Среди них особый интерес представляет род Eremaphanta.

Род был установлен по трем видам: одному — из Южных Кызыл-Кумов и двум — из Южных Кара-Кумов. К этим видам добавляется еще несколько, четыре из них описываются ниже. Один из этих видов известен из Южного Таджикистана, два — из Кара-Кумов и один — из Кара-Кумов и Кызыл-Кумов.

Очень характерно, что новые материалы по роду Eremaphanta дали преимущественно новые виды. Из ранее описанных видов были вновь найдены лишь немногие. Поэтому можно быть совершенно уверенным, что видовой состав рода еще не исчерпан. Можно предполагать также, что ряд видов характеризуется небольшими ареалами. Подавляющее большинство видов резко дифференцировано, но известны также виды, непосредственно близкие друг другу: E. vitellina (F. Mor.) и E. turcomanica Popov, sp. n. Типы трех новых видов хранятся в коллекции Зоологического института АН СССР в Ленинграде, тип E. zhelochovtsevi Popov, sp. n. — в коллекции Зоологического музея Московского государственного университета.

Eremaphanta turcomanica Popov, sp. n.

Самка. Длина 6,5 *мм.* Голова плоская, почти в 1,5 раза шире своей длины, равная ширине туловища. Наличник плоский, трапециевидный, вдвое шире своей длины, выдающийся вперед. Верхняя губа втрое шире своей длины, округлая, слабо выпуклая. Мандибулы довольно длинные, узкие, без предвершинного зубца, заостренные. Усики короткие, утолщенные; рукоять слегка изогнутая, сильно утолщенная к вершине; 1-й членик жгутика равной ширины и длины, почти шаровидный, все последующие шире своей длины, постепенно утолщающиеся к вершинному, который заметно шире 1-го. Задний край темени слабо и широко выемчатый. Глаза почти прямые, довольно узкие, втрое длиннее своей наибольшей ширины. Виски заметно у́же ширины глаза. Щитик широкий, вдвое шире своей длины. Срединное поле промежуточного сегмента большое, широкое, довольно ясно отграниченное, равное по длине щитику. Ноги довольно длинные, тонкие; 1-й членик задней лапки длинный, почти равный длине голени, заметно сужающийся к вершине. Брюшко плоское, длинное, наиболее широкое на IV тергите. Тергиты без вершинных вдавлений. Пигидий широкий, плоский, широко притупленный на вершине, с узким и слегка вдавленным боковым окаймлением.

Сильно блестящая. Верхняя губа и наличник в редких, неправильно разбросанных довольно крупных точках. Остальные части головы, среднеспинка и бока туловища в значительно более нежной, равномерной пунктировке, промежутки между точками равны $^3/_4$—$1^1/_2$ их диаметрам. Заднеспинка и срединное поле промежуточного сегмента неясно шагренированные, матовые. Ноги нежно пунктированные. Тергиты и стерниты брюшка густо и нежно шагренированные, слабо блестящие.

Светло-яично-желтая. Вершины мандибул и коготков красноватые. Буровато-черные: узкие полосы в основной половине внутреннего края глаз, глазки, большие клиновидные пятна по бокам среднеспинки, узкие полосы вокруг подкрыловой ямки по заднему краю заднеспинки, продольному вдавлению базальной части I тергита, по вершинным краям I—III тергитов, на основании и вершине I стернита, вершинах II—IV стернитов.

Голова, туловище и ноги в довольно редких и коротких отстоящих седых волосках, более длинных и густых на темени, висках и туловище; среднеспинка покрыта, кроме того, густым, прилегающим коротким седым опушением, частично стертым. Опушение брюшка седое, значительно более короткое, слабо заметное, такое же длинное, как на туловище в основании I тергита, боках последующих тергитов и в довольно редкой анальной бахромке.

Туркмения: без точного местонахождения, 1895, 1 самка (К. Ангер).

Близка к E. vitellina (F. Mor.), но хорошо отличается более крупными размерами тела, светлой головой, 2 черными боковыми пятнами среднеспинки, матовой горизонтальной поверхностью промежуточного сегмента и пигидия, а также прямым вершинным краем пигидия, который у E. vitellina; F. Mor.) оттянут и слегка вырезан на вершине.

Eremaphanta fasciata Popov, sp. n.

Самка. Длина 5—6 *мм*. Голова плоская, почти в 1,5 раза шире своей длины, шире туловища. Наличник плоский, трапецевидный, вдвое шире своей длины, несколько выдающийся вперед. Верхняя губа втрое шире своей длины, округлая, слабо выпуклая. Мандибулы довольно длинные, узкие, без предвершинного зубца, заостренные. Усики короткие, утолщенные; рукоять едва изогнутая, утолщенная к вершине; 1-й членик жгутика равной ширины и длины, почти шаровидный, все последующие заметно шире своей длины, постепенно утолщающиеся и удлиняющиеся к вершинному, который значительно шире 1-го, равной ширины и длины. Задний край темени слабо и широко выемчатый. Глаза почти прямые, довольно у́зкие, втрое длиннее своей наибольшей ширины. Виски почти вдвое у́же ширины глаз. Щитик широкий, вдвое шире своей длины. Срединное поле промежуточного сегмента большое, широкое, неясно отграниченное, равное по длине щитику. Ноги довольно длинные, тонкие; 1-й членик задней лапки длинный, почти равный длине голени, заметно суживающийся к вершине. Брюшко плоское, длинное, наиболее широкое на IV тергите. Тергиты без вершинных вдавлений. Пигидий широкий, слабо выпуклый при основании, широко притупленный на вершине, с узким боковым окаймлением.

Сильно блестящая. Верхняя губа почти непунктированная. Наличник по бокам в довольно редкой и грубой пунктировке, промежутки между точками превышают 1—2 их диаметра; пунктировка средней части нежнее и гуще, промежутки между точками меньше или равных их диаметру. Остальные части головы в подобной же, несколько более грубой, а на боках туловища — более густой пунктировке. Пунктировка среднеспинки и щитика редкая, довольно грубая, неправильно разбросанная, промежутки между точками в среднем равны их диаметру.

Черная. Бледно-желтые: мандибулы, верхняя губа, передний край наличника узко, переднеспинка, включая плечевые бугры, щитик, задне-

спинка, крыловые крышечки, жилки крыльев, ноги (исключая пятна на вертлугах и основания бедер) и основания I—V тергитов. Вершины мандибул, жгутик усика снизу, бока стернитов и VI сегмент красноватые.

Голова, туловище и ноги в довольно редких и относительно коротких отстоящих седых волосках, более длинных на лице, темени, висках, туловище и ногах. Виски и грудь, кроме того, в довольно густых коротких прилегающих седых волосках. Тергиты голые, только на боках развиты длинные редкие волоски, анальная бахромка редкая, светлая. Стерниты в очень коротких и довольно густых светлых волосках.

Туркмения: Уч-Аджи, 1—3.V 1929, 17 самок (А. Шестаков); Байрам-Али, 28.V 1929, 1 самка (А. Шестаков). Узбекистан: Тамды, 19.V 1935, 1 самка (А. Андрушко).

По форме головы близок к E. vitellina (F. Mor.), E. turcomanica Popov, sp. n. и E. convolvuli Popov, но резко отличается типом окраски, сильно блестящими и редко пунктированными головой и туловищем.

Eremaphanta minuta Popov, sp. n.

Самка. Длина 4 *мм.* Голова плоская, приблизительно в $1^1/_4$ раза шире своей длины, шире туловища. Наличник почти плоский, трапециевидный, вдвое шире своей длины, несколько выдающийся вперед. Верхняя губа более чем вдвое шире своей длины, округлая, слабо выпуклая. Мандибулы довольно длинные, узкие, без предвершинного зубца, заостренные. Усики короткие, утолщенные: рукоять едва изогнутая, заметно утолщающаяся к вершине; 1-й членик жгутика шире своей длины, шаровидный, все последующие заметно шире своей длины, постепенно утолщающиеся и удлиняющиеся к вершинному, который значительно шире 1-го, почти равной ширины и длины. Глаза почти прямые, довольно узкие, втрое длиннее своей наибольшей ширины. Виски вдвое у́же ширины глаза. Щитик широкий, вдвое шире своей длины. Срединное поле промежуточного сегмента большое, широкое, нежно отграниченное, равное по длине щитику. Ноги довольно длинные, тонкие; 1-й членик задней лапки длинный, почти равный длине голени, заметно сужающийся к вершине. Брюшко плоское, длинное, наиболее широкое на IV тергите. Тергиты с едва выраженными вершинными вдавлениями. Пигидий широкий, едва выпуклый при основании, широко притупленный на вершине, с узкими боковыми окаймлениями.

Блестящая. Верхняя губа нежно и неясно пунктированная, слабо блестящая. Наличник в очень нежной и редкой, неправильно разбросанной пунктировке с немногими грубыми точками на боках и спереди, сильно блестящий. Остальные части головы сильно блестящие, в подобной же нежной и относительно равномерной пунктировке, промежутки между точками колеблются от $^3/_4$ до нескольких их диаметров. Среднеспинка, щитик, заднеспинка и бока туловища в подобной же пунктировке, сильно блестящие. Срединное поле промежуточного сегмента нежно шагренированное. Ноги в довольно нежной пунктировке. Тергиты и стерниты брюшка густо и нежно пунктированные, промежутки между точками в среднем не превышают их диаметра.

Бледно-желтая. Темные: голова (исключая мандибулы, верхнюю губу, вершинную треть наличника, усики и глазки), среднеспинка, среднегрудь, небольшое пятно на боках II—IV тергитов. Вершина мандибул и жгутик усиков сверху красноватые.

Голова, туловище и ноги в довольно густых и относительно длинных неровных седых волосках. Верхняя часть лица и прилегающие части темени в очень коротком и относительно редком прилегающем седом опушении. Брюшко в подобном же прилегающем опушении и длинных седых волосках по бокам тергитов, в редких вершинных ресницах и в довольно густой анальной бахромке.

Туркмения: Репетек, 1934, 1 самка (Е. Пажитнова).

По типу окраски вид близок к E. convolvuli Popov, но резко отличается меньшими размерами тела, более широкой головой, темным наличником, иной окраской промежуточного сегмента и брюшка, формой пигидия и рядом других признаков.

Eremaphanta zhelochovtsevi Popov, sp. n.

Самец. Длина 6 *мм*. Голова довольно плоская, равной ширины и длины, суживающаяся к довольно сильно выдающемуся наличнику. Наличник трапециевидный, шире своей длины. Верхняя губа вдвое шире своей длины, округлая, слабо выпуклая. Мандибулы довольно длинные и узкие, без предвершинного зубца, заостренные. Усики короткие, утолщенные; рукоять едва изогнутая, несколько утолщенная к вершине; 1-й членик жгутика почти равной ширины и длины, шаровидный, 2 и 3-й заметно шире своей длины, все последующие, постепенно утолщающиеся, почти равной ширины и длины, последний едва длиннее своей ширины. Задний край темени слабо и широко выемчатый. Глаза почти прямые, довольно узкие, почти втрое длиннее своей наибольшей ширины. Щеки едва развиты. Виски почти вдвое у́же ширины глаз. Щитик широкий, вдвое шире своей длины. Срединное поле промежуточного сегмента большое, широкое, неясно отграниченное, равное по длине щитику. Ноги довольно длинные, тонкие; 1-й членик задней лапки почти равный длине голени, с параллельными сторонами, одинаковой ширины на вершине и при основании. Брюшко плоское, длинное, почти одинаковой ширины на II—V тергитах. Тергиты со слабыми вершинными вдавлениями, занимающими приблизительно $^1/_3$ длины тергита. Пигидий слабый, сильно суженный к небольшой округлой вершине, плоский, без бокового окаймления. VII стернит (рис. 1, *б*) с широкими базальными лопастями, заметно суживающийся к широкой вершине; вершина глубоко округло выемчатая, с небольшим треугольным язычком по середине выемки, несущей ресницу из довольно длинных двусторонне перистых волосков. VIII стернит (рис. 1, *в*) длинный, с очень маленькой базальной срединной лопастью, небольшими боковыми базальными лопастями, сильно суженный к узкой и едва расширяющейся язычковидной вершине; вершина покрыта редкими короткими волосками. Гонобаза копулятивного органа (рис. 1,*а*) довольно длинная и широкая дорсально, сильно укороченная вентрально. Гонококситы довольно длинные и широкие, со слабо округлыми внешними боковыми краями и более сильно округлыми в вершинной половине — внутренними. Гоностили небольшие, довольно тонкие, неотдифференцированные от гонококситов, с прямой вершиной, в редких и коротких волосках.



Рис. 1. Eremaphanta zhelochovtsevi Popov, sp. n., ♂
а — копулятивный орган, дорсально, *б* — VII стернит, *в* — VIII стернит

Волселлы хорошо развитые, крупные, состоящие из трех частей (basivolsella, cuspis volsellaris, digitus volsellaris) в отличие от других видов рода. Сагитты длинные, длиннее гоностилей, сильно суженные к острой вершине, расширенные дорсо-вентрально и связанные друг с другом базальным анастамозом; внутренняя лопасть очень длинная, изогнутая, не расширенная на свободном конце. Penis простой.

Блестящий. Верхняя губа почти непунктированная, в единичных точках по переднему краю. Наличник в густых, довольно нежных точках, промежутки между которыми не превышают их диаметра. Остальные части головы, среднеспинки, щитик, заднеспинка и бока туловища в подобной же пунктировке, несколько более грубой на щитике. Срединное поле промежуточного сегмента мелко шагренированное, слабо блестящее. Ноги в довольно нежной и частично более редкой пунктировке. Брюшко нежно шагренированное; тергиты часто и довольно нежно пунктированные, промежутки между точками равны или меньше их диаметра; пунктировка стернитов более редкая, неравномерная.

Черный. Бледно-желтые: мандибулы, верхняя губа, щеки, передний край наличника узко с нечеткой границей, плечевые бугры, крыловые крышечки, жилки крыльев, вершины бедер, голени (за исключением небольшого темного пятна посредине), все членики лапок, вершинные перевязи I—V тергитов. Светло-красноватые: вершины мандибул, жгутики усиков, VI и VII сегменты брюшка, узкие полосы на вершинах стернитов.

Голова, туловище и ноги в густых и довольно длинных седых волосках, особенно густых и неровных на голове, переднеспинке и груди, где они совершенно скрывают хитин. Брюшко в очень коротких и довольно редких прилегающих волосках, более длинных и полуотстоящих по бокам тергитов и в основании I тергита. I—V тергиты с ровными вершинными перевязями из густых прилегающих седых волосков.

Таджикистан: Айвадж, 15.IX 1934, 1 самец (А. Желоховцев). Назван именем собирателя, известного советского энтомолога, автора ценных работ по систематике перепончатокрылых.

По форме головы и ряду других признаков вид наиболее близок к E. dispar (F. Mor.), но резко отличается более выдающимся наличником, более широкой верхней губой (которая только вдвое шире своей длины), темными щитиком и заднеспинкой, темным брюшком с белыми вершинными перевязями, а также деталями строения VII и VIII стернитов и копулятивного органа, главным образом,— формой гонококситов и волселл и рядом других признаков.

Род Eremaphanta был отнесен при описании (Попов, 1940) в семейство панургид (Panurgidae) в соответствии с общепринятой тогда системой пчелиных. При перестройке системы Миченером (C. D. Michener, 1944) род был справедливо включен в семейство мелиттид (Melittidae).

Сокращение числа семейств и низведение ряда их в ранг подсемейств или даже триб в системе Миченера не всегда оправдано, например, в семействах коллетид (Colletidae) и апид (Apidae), на что уже указывалось ранее (Попов, 1951). Здесь важно отметить, что при этом сокращении числа семейств Миченер сохранил самостоятельное семейство Melittidae, объединив в него роды, относимые ранее в семейства Panurgidae и, частично, Andrenidae.

Если откинуть недавно восстановленное реликтовое семейство Fideliidae, то мелиттиды — самое немногочисленное семейство из всех остальных семейств системы Миченера. Оно включает только 12 родов с общим количеством видов около 110. Тем не менее оно разделяется на четыре подсемейства — Melittinae, Dasypodinae, Macropidinae и Ctenoplectrinae. Подсемейства эти хорошо обособлены, и не подлежит сомнению, что каждое, из них образует особую и древнюю эволюционную ветвь, в большинстве своем существующую в современную эпоху лишь в числе немногих живущих форм. Некоторые особенности их морфологии, своеобразное

географическое распространение, трофические связи, фенология и особенности гнездования чрезвычайно своеобразны. Характерно также почти полное отсутствие специфических паразитических пчелиных, паразитирующих на представителях этого семейства, так же как и полное отсутствие паразитов среди его представителей.

Подсемейство Ctenoplectrinae включает только один род Ctenoplectra F. Sm. (с подродом Ctenoplectrina Ckll.), виды которого распространены в тропической Африке, Южной и Юго-Восточной Азии, островах Зондского архипелага и в Северной Австралии. Один из видов этого рода известен из южной части Приморской области (Попов, 1956). Подсемейство Macropidinae также включает только один род Macropis Pz. (с подродом Paramacropis Popov et Guiglia), немногие виды которого обитают в широколиственных лесах и лесостепях Неарктической и Палеарктической областей. В состав подсемейства Melittinae входят роды Melitta Kby. и Dolichochile Vier., из которых первый распространен в Голарктике и встречается также в Эфиопской области, а второй известен только из Нью-Джерси (США). Подсемейство Dasypodinae — самое богатое: кроме рода Eremaphanta Popov, оно включает роды: Dasypoda Latr. (Палеарктика), Hesperapis Ckll. с подродами Panurgomia Vier. и Amblyapis Ckll. (юго-запад Северной Америки, Южная Африка), Haplomelitta Ckll. (Южная Африка), Samba Friese (Восточная Африка), и Rhinochaetula Friese (Южная Африка), Notomelitta Ckll. (Южная Африка) и Rediviva Friese (Южная Африка).

Ctenoplectra, по-видимому, — обитатели тропических и субтропических лесов (преимущественно их опушек и более освещенных мест) и саванн; гнездятся в отмирающей или мертвой древесине, частично используя ходы других насекомых; как кормовые растения для них отмечены преимущественно виды тыквенных, а также мальвовых, вересковых (предположительно и однодольных) (Попов, 1956). Macropis — мезофилы, обитатели юга лесной зоны, лесостепной и степной зон, связанные с луговыми стациями; в Палеарктической области посещают почти исключительно цветы вербейника (Lysimachia), в Неарктической — цветы близкого к нему рода Steironema; гнездятся в земле одиночно или полуколониально; личинка плетет плотный кокон (Малышев, 1929). Melitta более сухолюбивы, ареал их столь же широк и стации разнообразны; виды Melitta политрофны; наиболее обычная и широко распространенная M. leporina Pz. посещает предпочтительно цветы бобовых и является одним из основных опылителей люцерны; гнездятся также в земле одиночно или полуколониально, личинка плетет плотный кокон (Малышев, 1923). Dasypoda — обитатели лесостепной и степной зон, сухих, преимущественно песчаных почв, иногда обитатели береговых дюн; часто гнездятся колониально, образуя большие колонии; личинка не плетет кокона, так как обладает очень плотным покровом (Малышев, 1927). Многие виды олиготрофны; широко распространенная D. plumipes Pz. посещает предпочтительно цветы сложноцветных, D. argentata F. — цветы ворсянниковых (Scabiosa, Knautia) и, возможно, тыквенных. Остальные роды подсемейства — обитатели пустынь. Таковы безусловно Eremaphanta, Hesperapis, Haplomelitta, Rhinochaetula; Samba, по-видимому, приурочена к саванне. Можно предполагать, что подсемейство в целом — наиболее молодое и прогрессивное, если следовать схеме Миченера (1944, стр. 230), связано с пустынным, полупустынным или саванновым ландшафтами, а эволюция семейства шла по пути завоевания более сухих пространств.

С этой точки зрения наибольший интерес представляет группа близких родов: Eremaphanta, Hesperapis, Haplomelitta и Rhinochaetula.

Южноафриканские виды Hesperapis относились ранее в особый род Capicola, и лишь позже была установлена их родовая принадлежность (T. D. A. Cockerell, 1932). Тогда же возник вопрос о загадочном отсутствии представителей этого рода в пустынях Азии. Описанный позднее

род Eremaphanta, включавший также два ранее описанных вида Rophites, положительно разрешил эту загадку. Eremaphanta настолько близка к Hesperapis, что Миченер, имевший в своем распоряжении экземпляры Eremaphanta convolvuli Popov, высказал предположение об идентичности этих родов. Однако более тщательный анализ и сравнение с экземплярами Hesperapis sp. (Калифорния) и H. (=Capicola) aurescens Ckll. (Грааф Рейнет, Капская провинция; котип), полученными от покойного проф. Кокерелла, показали, что при несомненном ближайшем родстве, о чем можно судить по строению копулятивных органов и прилегающих к ним стернитов, Hesperapis и Eremaphanta отличаются рядом существенных признаков. Таковы меньшие размеры тела Eremaphanta, другой тип окраски, более широкая и крупная птеростигма, более широкая и короткая радиальная чайка ($2R_1$), отсутствие добавочных жилок R и M за пределами ячеек, короткие и толстые усики и, главное,— иное строение промежуточного сегмента, обладающего сильно развитой длинной горизонтальной частью и расположенной почти под прямым углом к ней вертикальной частью (рис. 2). По-видимому, существуют отличия и в строении копулятивных органов и прилегающих к ним стернитов самцов. Хотя синонимизация Hesperapis-Capicola была установлена Кокереллом на основании исследования Тимберлейком копулятивных органов самцов,



Рис. 2. Полусхематическое изображение спинки туловища (в профиль) Hesperapis aurescens (Ckll.), ♂ (*а*) и Eremaphanta vitellina (F. Mor.), ♂ (*б*). (увеличение разное)

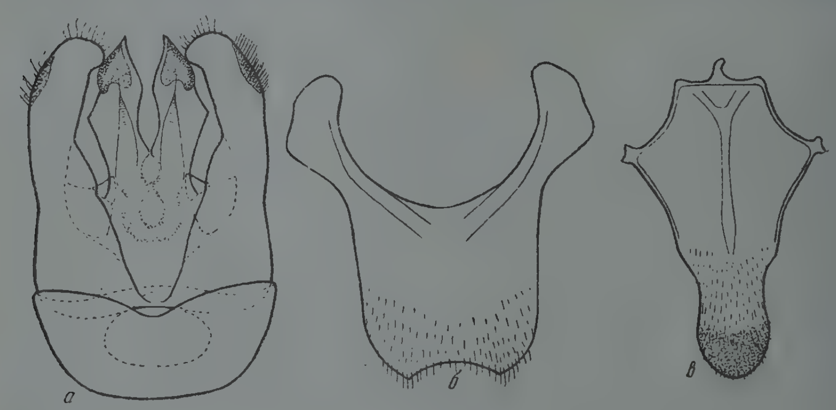


Рис. 3. Hesperapis aurescens (Ckll.), ♂
а — копулятивный орган, дорсально, *б* — VII стернит, *в* — VIII стернит

не было опубликовано ни одного изображения копулятивных органов у видов этих родов. Изображения копулятивного органа и VII и VIII стернитов Hesperapis aurescens (Ckll.) — единственного вида, доступного для исследования автору настоящих строк,— приведены на рис. 3. Если учесть, что существуют изображения копулятивных органов и прилегающих к ним стернитов всех видов Eremaphanta, самцы которых известны, то отличия в строении этих органов у обоих родов становятся реальными. Таковы отличия в строении VII стернита, который у Eremaphanta всегда глубоко вырезан на вершине, в строении гонококситов, которые у Eremaphanta всегда слабо хитинизованы, не притуплены и не расширены на узкой вершине и, наконец, в строении более крупных, свободно лежащих волселл и в значительно более широком penis.

По такому признаку, как строение промежуточного сегмента, более примитивному у Eremaphanta, последняя отличается от родов Haplomelitta и Samba. Samba и Rediviva характеризуются также расширенными задними голенями и 1-м члеником задних лапок, по этому признаку они близки к Ctenoplectrinae и Macropidinae, являясь, возможно, более древними представителями подсемейства.

Как уже упоминалось ранее, в роде Eremaphanta известно семь описанных видов, а также один-два неописанных. Род довольно широко распространен в южной части Средней Азии, и, вероятно, оттуда, а также из пограничных пустынь Ирана и Афганистана будет описан еще ряд новых видов. Hesperapis (= Capicola) насчитывает 26 видов, 13 из которых описаны из Южной Африки (Капская провинция, Базутоленд) и 13 — из Северной Америки, где эти виды известны с крайнего юго-запада (Нью-

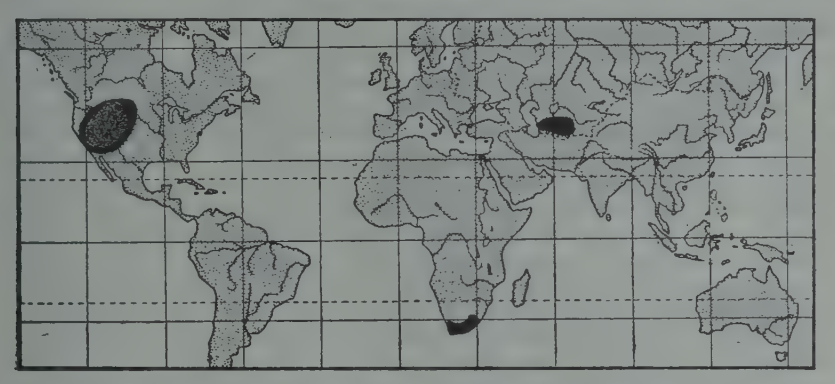


Рис. 4. Географическое распространение пчелиных родов Hesperapis (Северная Америка, Южная Африка) и Eremaphanta (Средняя Азия)

Мексико, Калифорния); лишь один вид доходит к северо-востоку до Северной Дакоты.

Возможно, что после более тщательного изучения родовая самостоятельность Capicola будет доказана. Это не меняет существенно основного зоогеографического вывода о том, что общий ареал близких родов Hesperapis (=Capicola) и Eremaphanta занимает три отдельные пятна в пустынях трех частей света (рис. 4). Хотя совершенно не исключена вероятность нахождения представителей этих родов или близких к ним в песках Аравии и Восточной Африки, это не изменит общей оценки пчелиных как весьма древнего элемента фауны, на что уже указывалось ранее (T. D. A. Cockerell, 1932).

Анализ этого общего ареала требует его изучения по частям. Наиболее важен, конечно, американско-среднеазиатский разрыв. Подобного типа разрывы пустынных флористических элементов расцениваются как верхнемеловые и связываются с былым более широким распространением в области древнего Тетиса. В современной флоре Средней Азии к подобным элементам принадлежат роды Eurotia, Peganum Suaeda (секции Platystigma — Conosperma — Limbogermen), Ephedra (Fagonia) (Ильин, 1946). Подобными же пустынными, но палеогеновыми элементами во флоре современной Средней Азии являются: род Niedzwiedzkia, ксерофитный род из семейства Pedaliaceae, ближайшие флористические связи которого ведут к пустыням Южной Африки, группы Sarcozygium и Dumesum рода Zygophyllum и др. Нельзя оспаривать многих южноафриканских связей во флоре пустынь Средней Азии. Вопрос этот достаточно хорошо и убедительно разработан рядом ботаников. Следовательно, существование в палеогене ряда цветковых растений, характерных для пустынь древнего Средиземноморья и юга Африки, вполне допустимо. Допустимо и сохра-

нение этих растений и их пчелиных опылителей от этого времени до современной эпохи, так же как и сохранение связей между ними. Палеогеновая сухая Туркменская провинция субтропических ксерофитных лесов (Коровин, 1934) захватывала всю территорию Средней Азии до Аральского моря на севере и Каратау на востоке. Судя по находкам нижнеолигоценовой флоры на Ер-Ойлан-Дузе, для нее были характерны узколистные ксерофильные формы, напоминающие Капскую флору, в том числе ряд видов семейства Proteaceae, столь характерного для Южной Африки. Современный ареал Eremaphanta полностью укладывается в границы этой провинции Коровина. Подобные же древнесредиземноморские или «вернее, может быть, южноафриканские элементы», правда сильно видоизмененные, отмечены и во флоре Каратау (Павлов и Лившиц, 1934).

Среди палеарктических пчелиных известны роды с оторванным ареалом в Южной Африке. Таковы Habropoda, Melitturga и ее паразит Ammobatoides, Melitta, Systropha, Rophites и др. Л. С. Берг (1947) оценивал биполярное распространение в пределах вида или близких видов как следствие охлаждения в ледниковый период. Для более высоких систематических категорий — это явление дочетвертичное. На примере анализа истории Habropoda (Попов, 1948) было показано, что внешне типичный «ледниковый» средиземноморско-южноафриканский разрыв родового ареала, исходя из анализа ареала в целом, можно расценить как следствие доледниковых тектонических изменений в полном согласии со взглядами Дю-Риэ и его предшественников. Тогда же было высказано предположение, что биполярное распространение Melitturga, Melitta, Systropha,— характерных степных элементов, можно объяснить влиянием ледникового периода. Вряд ли все эти примеры верны. Возможно, что некоторые из этих родов окажутся дериватами фауны саванн и полусаванн, существование которых в Азии и их широкое распространение в третичное время бесспорно, несмотря на всю серьезность критики, которой подверглись взгляды П. Н. Овчинникова, касающиеся этого вопроса (Овчинников, 1940; Ильин, 1946; Павлов, 1948).

С этой точки зрения особый интерес представляет второй палеарктический род подсемейства Dasypodinae — Dasypoda. Морфологически он достаточно далек от Eremaphanta и по существу чужд фауне равнин Средней Азии и, во всяком случае,— ее пустынь. Ближайшие местонахождения видов Dasypoda таковы: D. argentata Pz. — Бер-Чогур, Мугоджары, 2 самки (Н. Андросов); оз. Кыякты-Сор близ Тургая, 1 самец (В. Попов); р. Мулялды, Акмолинского района, 1 самка (Балыклейский); Семипалатинск, 8 самок и 7 самцов (коллекция Ф. Моравица); Чаган-Ово, Саурский хребет, 1 самец (Б. Караваев). D. vulpecula Lebed. описана из Узека близ Панфилова (А. Г. Лебедев, 1929), известна также из урочища Ипермеч, район Исфайрам, Алайский хребет, 1 самка (А. Цветаев); по-видимому, к этому же виду или к D. plumipes Pz. относится указание П. П. Архангельского (1923) о нахождении Dasypoda sp. в Семиречье. D. panzeri Spin.— иранское побережье Каспийского моря (J. D. Alfken, 1935). D. plumipes Pz. — Бер-Чогур, Мугоджары, 1 самец (Л. Бубыр): Малые Барсуки, 1 самка и 2 самца (Е. Луппова); Большие Барсуки близ Челкара, 1 самка (Н. Андросов); полого-бугристые и резко-бугристые пески к юго-востоку от Челкара, 2 самки и 5 самцов (А. Гожев); полого- и резко-бугристые пески к северу от Аральска, 3 самки (А. Гожев); Сартым-Кок-Садык — оз. Атагай, 1 самка (Е. Луппова); пески Койтелес близ Телекты, 2 самки и 1 самец (Е. Луппова); Курган-Дуз-Кудук — Кунгур-Тюбе, 1 самец (Е. Луппова); Кунгур-Тюбе, 6 самцов (Е. Луппова); Семипалатинск, 1 самка и 1 самец (коллекция Ф. Моравица); Усть-Каменогорск, 1 самка и 2 самца (коллекция Ф. Моравица); (Константиновка, р. Чу, 1 самец (Матиссен); Гульча, Киргизия, 1 самка (Коржинский); Кала-и-Вамар, Рошан, Таджикистан, 1 самец (Лаздин); р. Шахдара близ устья, Хорог, Таджикистан, 1 самец (А. Иванов).

Таким образом, в пределах Средней Азии и Северного Казахстана мохноногие пчелы ограничены степными участками, будь это пустынные степи Северного Казахстана, сухие степи или степи северного типа, включая высокогорные степи Западного Памира. В этом отношении очень характерен самый южный из всех перечисленных пунктов — Хорог. Здесь одновременно с D. plumipes Pz. был собран такой типичный степной вид как Melitta leporina Pz., а в одном из соседних кишлаков (Завор) — Melitturga clavicornis Latr.

К северу от перечисленных выше казахстанских пунктов мохноногие пчелы быстро достигают высокой численности и становятся одними из обычнейших видов пчелиных. Как показало 3-летнее изучение фауны пчелиных районов среднего и нижнего течения р. Урал, еще в Харькине (к югу от Калмыкова) в зоне пустыни виды Dasypoda были крайне редки, а в Январцеве (к северу от Уральска) в зоне полынно-злаковой степи на песчаной почве мохноногие пчелы отмечались в массе; при относительно равномерном обследовании всех стаций и вылове всех отмеченных пчелиных (21 500 экземпляров) было собрано или записано: D. argentata F.— 1065 экз., D. plumipes Pz.— 1095 экз. Таким образом, численность этих видов составляла свыше 10% всего количественного состава фауны пчелиных.

Фризе (H. Friese, 1911) и Кокерелл (T. D. A. Cockerell, 1931) отметили близость южноафриканского, плохо изученного рода Rediviva к роду Dasypoda. Rediviva недоступны сейчас для изучения автору этих строк, но если эта близость реальна, то вероятно, что именно в саваннах Африки следует искать в современный период ближайшие родственные мохноногим пчелам группы. Это предположение не означает, что Dasypoda является непосредственным выходцем из саванн Африки. Dasypoda — автохтонный обитатель полупустынь, степей и лесостепей Палеарктики, дериват палеогеновых дазиподин, обитателей открытых пространств типа саванн и полусаванн, характерных для обоих материков того времени. Вероятно, этим объясняется известная приуроченность мохноногих пчел к цветам Cucurbitaceae, несмотря на очевидные связи с Dipsacaceae (обильнее всего представленных в Средиземноморье) и всесветно распространенными сложноцветными. Dasypoda plumipes Pz. отмечена как заметный посетитель арбузов в Полтавской области, огурцов и дынь — в Ульяновской. Учитывая поведение этого вида на цветах арбуза, ритм его работы, особенности строения собирательного аппарата, Dasypoda plumipes Pz. относят к лучшим опылителям арбузов среди пойменных лугов, несмотря на четко выраженный политрофизм этого вида. Известно, что в миоцене и плиоцене Европы и Западной Сибири было широко распространено мезофильное тыквенное Trichosanthes; в современный период виды этого рода известны из юго-восточной Азии и Австралии. Эти факты послужили основанием для предположения, что в прошлом предки современных дазиподин посещали преимущественно цветы тыквенных (Попов, 1956).

Все местонахождения Eremaphanta приурочены к пескам. Лучше изученная в этом отношении E. convolvuli Popov отмечалась только среди полузакрепленных и закрепленных песков, поросших кустиками Aristida pennata, Salsola, Lycium, Alhagi, Convolvulus и др. Гнездование, несомненно, в земле и, вероятно, полуколониально, если судить по количеству виденных одновременно насекомых.

Стации обитания видов Hesperapis, по-видимому, более разнообразны: от типичных южноафриканских песчаных пустынь, пустынных предгорий Малого Карру, плоскогорий Базутоленда и Намакваленда до креозотовой кустарниковой пустыни Северной Америки, предгорий Калифорнийских гор и т. д. Гнездование в земле. Так, H. rufipes (Ashm.) в Альтадене в Калифорнии были отмечены в большом количестве на небольших участках с твердой почвой, где этот вид и гнездился колониально (Michener, 1936).

Фенология видов Eremaphanta характерна. Оба пола отмечались в мае — первой половине июня. По-видимому, все виды имеют короткий лётный период, что так характерно для олиготрофных форм. Американские виды Hesperapis, ареал которых частично расположен южнее ареала Eremaphanta, отмечались с половины апреля до конца июня, но преимущественно в апреле — мае. Южноафриканские виды Hesperapis — в октябре — декабре, т. е. также весной. В это время наблюдался лёт Haplomelitta и видов Rhinochaetula; Rediviva отмечались в начале февраля.

Интересно нахождение некоторых среднеазиатских и североамериканских видов в сентябре (Eremaphanta zhelochovtsevi Popov, sp. n., Hesperapis ogilviae Ckll., H. rodocerata Ckll.) и одного вида — в конце августа (H. carinata Stivens). Во всех этих случаях речь шла, по-видимому, о самцах нового поколения.

Связи Hesperapis и Eremaphanta с цветковой растительностью почти неизвестны. В таблице сведены воедино все доступные автору немногочисленные литературные сведения о посещении цветковых растений американскими представителями Hesperapis; какие цветы посещаются представителями этого рода в Южной Африке, неизвестно. Нельзя сказать ничего определенного и об олиготрофизме североамериканских видов. Почти нет сведений также и о кормовых связях Eremaphanta. Между тем кормовые связи E. convolvuli Popov совершенно определенны: это монотроф, посещающий цветы Convolvulus erinaceus Led., суточный ритм активности которого полностью совпадает с периодом раскрывания цветов вьюнка. Точные связи между пчелиными и их кормовыми растениями свидетельствуют о давнем совместном существовании. В Южной Туркмении самки E. dispar (F. Mor.) отмечались на цветах Acanthophyllum (Chenopodiaceae) и зонтичных; один из не определенных видов отмечен на цветах Salsola (Chenopodiaceae). Было высказано предположение, что эти отрывочные наблюдения могут свидетельствовать о связях с древнейшими пустынными группами растений (Попов, 1955). С этой точки зрения представляют интерес кормовые связи двух видов Hesperapis с видами Zygophyllaceae — одного из характерных для древнего Средиземноморья и древних семейств растений.

Пчелиные рода Hesperapis Ckll. и посещаемые ими растения

Пчелиное и его пол	Растения		Место наблюдения	Автор
	семейство	вид		
H. arida Mich.	Zygophyllaceae	Larrea Tridentata v. glutinosa Engelm.	Калифорния	Michener, 1936
H. elegantula Ckll. ♀	Cruciferae	Dithyraea wislizenii Engelm. (предположительно)	Нью-Мексико	Cockerell, 1898
H. elegantula Ckll. ♀	Compositae	Senecio sp. (предположительно)	Нью-Мексико	„ 1898
H. ilicifoliae Ckll. ♂	Rosaceae	Prunus ilicifolia Walp.	Калифорния	„ 1910
H. larreae Ckll. ♂	Zygophyllaceae	Larrea sp.	Нью-Мексико	„ 1907
H. oliviae Ckll.	Compositae	Pectis sp. (papposa Gray)	Калифорния	„ 1916
H. parva Mich. ♂	Polygonaceae	Eriogonum inflatum Torr.	„	Michener, 1937
H. rodocerata (Ckll.)	Compositae	Pectis sp. (papposa Gray)	„	Cockerel, 1916
H. rufipes (Ashm.)	Polemoniaceae	Huegelia virgata Benth.	„	Michener, 1946

Паразиты Eremaphanta неизвестны. В гнездах Hesperapis rufipes (Ashm.) паразитирует Townsendiella (Eremopasites) californica Mich. —

представитель изолированного рода, образующего особую трибу низших антофорид и объединяющего три вида (относимых к трем подродам) из юго-западной части США и северо-западной части Мексики. Интересно, что другой вид этого рода, хозяин которого неизвестен, был найден также на цветах Dithyraea, как это было отмечено для одного из видов Hesperapis.

Таким образом, Hesperapis попали в круг хозяев древнейших низших паразитических антофорид, немногочисленные представители которых (Ammobatini, Pasitini, Neopasitini, Ammobatoidini, Biastini, Neolarrini) являются специализированными паразитами ряда характерных степных и пустынных пчелиных (Melitturga, Meliturgula, Camptopoeum, Epimethea, Nomadopsis, Perdita, Nomia, Rophites, Systropha).

Многие из этих триб имеют разорванный ареал: средиземноморско-среднеазиатский и североамериканский (часто ограниченный районом Дальнего Запада) или средиземноморско-среднеазиатский и южноафриканский, но никогда не состоящий из всех частей, подобно ареалу Hesperapis — Eremaphanta или Melitta.

Миченер (1944) предположительно оценивает время появления семейств пчелиных следующим образом: Colletidae и Halictidae — меловой период, Andrenidae и Apidae — начало третичного периода. Возраст Melittidae остался неопределенным. Теперь можно предполагать, что мелиттиды возникли также не позднее начала палеогена, причем в это время уже обособились не только подсемейство Dasypodinae в лице таких высокоспециализированных родов, как Hesperapis и Eremaphanta или близких к ним групп, но и все остальные подсемейства. К этому же времени следует отнести и начало связей с пустынными стациями. Как известно, Миченер также рассматривает подсемейство Dasypodinae в качестве самого молодого в семействе мелиттид.

Литература

Архангельский П. П., 1923 (Отчет о поездке, Бюл. 1. Среднеазиатск. гос. ун-та.

Берг Л. С., 1947. Климат и жизнь, Гос. изд-во географ. лит-ры, М.

Ильин М. М., 1946. Некоторые итоги изучения флоры пустынь Средней Азии, Матер. по истор. флоры и раст. СССР, II.

Коровин Е. П., 1934. Растительность Средней Азии, Гос. изд-во, М.

Лебедев Г. А., 1929. Neue Bienen aus SSSR, Konowia VIII, 3.

Малышев С. И., 1923. Гнездование Melitta leporina Pz. (Hym. Apidae), Изв. Петроградск. н.-иссл. ин-та им. П. Ф. Лесгафта, VI.— 1927. Гнездование мохноногих пчел, Dasypoda Latr. (Hymenoptera, Apoidea), Тр. Ленингр. об-ва естествоиспыт., VII, 2.— 1929. The nesting habits of Macropis Pz. (Hymen. Apoidea), Fos, V, I.

Овчинников П. Н., 1940. К истории растительности юга Средней Азии, Сов. ботаника, 3.

Павлов Н. В., 1948. Ботаническая география СССР, Изд-во АН Казахск. ССР, Алма-Ата.

Павлов Н. В. и Лившиц С. Ю., 1934. Эскиз флористических элементов Сырдарьинского Каратау, Сов. ботаника, 1.

Попов В. В., 1940. Новый род пчел из Средней Азии (Hymenoptera, Panurgidae), Тр. ЗИН АН СССР, VI, 1—2.— 1948. Географическое распространение пчелиных рода Habropoda F. Sm. (Hymenoptera, Anthophoridae), ДАН СССР, IX, 9. — 1951. О видах Poecilomelitta Friese и Meliturgula Friese (Hymenoptera, Apoidea) из Аравии. Энтомол. обозр., XXXI, 3—4.—1955. Зоогеографический характер рода Eremaphanta (Hymenoptera, Melittidae), ДАН СССР, 101, № 3.—1956. Географическое распространение и кормовые связи рода Ctenoplectra F. Sm. (Hymenoptera, Melittidae), ДАН СССР, 108, № 5.

Alfken J. D., 1935. Beitrag zur Kenntnis der Bienenrauna von Persien, Mitt. Entomol. Ver., Bremen, 23.

Cockerell T. D. A., 1898. New bees from New Mexico, Canad. Entomol., XXX.— 1907. Descriptions and records of bees, XIV, Ann. Mag. Nat. Hist. (8), 6.—1916. The panurgine bees of the genera Hesperapis, Zacesta and Panurgomia, Psyche, XXIII.— 1931. Some African bees, Ann. Mag. Nat. Hist. (10), 8.—1932. Discontinuous distribution in bees, Nature, 130.

Friese H., 1911. Die Bienenfauna von Neu Guinea, Ann. His. Nat., Mus. Nat. Hung., Budapest, 7.

Michener C. D., 1936. Some California bees, Townsendiella and Hesperapis (Hymenoptera: Apoidea), Entomol. News, XLVII.—1937. Records and descriptions of North American bees, Ann, Mag. Nat. Hist. (10), 19.—1944. Comparative external morphology, phylogeny, and a classification of the bees (Hymenoptera), Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 82, 6.

NEW SPECIES AND PECULIARITIES OF GEOGRAPHICAL DISTRIBUTION OF THE BEES OF THE GENUS EREMAPHANTA POPOV (HYMENOPTERA, MELITTIDAE) MELITTIDAE)

V. V. POVOV

Zoological Institute of the Academy of Sciences of the USSR (Leningrad)

Summary

Four species of the endemic desert Central Asiatic genus Eremaphanta are described.

E. turcomanica, sp. n. Length 6.5 mm. Related to E. vitellina (F. Mor.) but larger, head pale, mesonotum with two black spots, horizontal surface of the propodeum dull, apical margin of the pygidial plate elongated. Turkmenia (C. Ahnger), 1 female.

E. fasciata, sp. n. Length 5—6 mm. Related by the form of the head to E. vitellina (F. Mor.) and to other species of this group but drastically differs in yellow stripes on the tergites, strongly shining head and thorax, scarcely punctured. Turkmenia, Uch-Adzhi (A. Shestakov), 17 females; Bairam-Ali (A. Shestakov), 1 female. Uzbekistan: Tamdy (A. Andrushko), 1 female.

E. minuta, sp. n. Length 4 mm. Related to E. convolvuli Popov but smaller, head wider, clypeus dark, head and thorax dark with light yellow spots. Turkmenia: Repetek (E. Pazhitnova), 1 female.

E. zhelochovtsevi, sp. n. Length 6 mm. Related to E. dispar (F. Mor.) but the clypeus more protruding, labrum only two times as wide as long; scutellum, metonotum and abdomen dark, tergites with apical stripes of white hairs. Tadjikistan: Aivadzh (A. Zhelochovtsev), 1 male.

The author characterizes the peculiarities of the structure, biology, feeding relations and geographical distribution of the genus Eremaphanta on the background of all these peculiarities in the representatives of all the four subfamilies of Melittidae-family. The genus Hesperapis (= Capicola) is not identical with the genus Eremaphanta, as Michener (1944) supposed; this may be seen from the structure of the propodeum (fig. 2) and copulative organs and of the adjacent sternites of both sex (figs. 1 and 3). When analising the recent discontinuous geographical distribution of both genera (fig. 4), the author refers the time of the rise of the genus Eremaphanta (and of the whole subfamily Dasypodinae) to the onset of the Palaeogene. The genus Dasypoda is regarded as the autokhtonous dweller of semideserts, steppes and forest steppes of the Palaearctic and as a derivate of the palaeogenous genera, the dwellers of open spaces of savana and semisavana types, characteristic of that time. The feeding relations of Dasypoda with the representatives of Cucurbitaceae are evaluated from the same viewpoint.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXVI 1957 ВЫП. 11

МОРФОЛОГИЯ ПОЗВОНОЧНИКА ХВОСТАТЫХ АМФИБИЙ

I. Развитие тел позвонков

Акад. И. И. ШМАЛЬГАУЗЕН

Зоологический инстчтут Академии наук СССР (Ленинград)

История происхождения костных позвонков рыб и наземных позвоночных в общем хорошо изучена как по палеонтологическим материалам, так и по данным сравнительной анатомии и эмбриологии. Эти материалы позволяют прийти к согласованному выводу о том, что основой позвоночника является хорда с ее оболочками и развивающиеся на ней верхние и нижние дуги. Дуги закладываются как самостоятельные хрящевые элементы первоначально в числе двух пар верхних и двух пар нижних дуг, из которых полное развитие получают, как правило, одна пара верхних и одна пара нижних дуг задней части сегмента. Передние пары дуг каждого сегмента сохраняются в виде вставочных хрящей, недоразвиваются и часто совсем исчезают. У современных амфибий их нет, но имеются некоторые следы верхних вставочных хрящей в области верхних дуг и «межпозвоночные» хрящи, которые, быть может, содержат остатки нижних вставочных хрящей. У ископаемых лабиринтодонтов (как и у ископаемых костных рыб) можно установить, что тела позвонков составляются из частей, соответствующих разросшимся основаниям дуг. У лабиринтодонтов главную роль в построении тела играют задние нижние дуги (basiventralia), у рептилий — передние (вставочные) нижние дуги (interventralia). В одной группе стегоцефалов, а именно у лепоспондильных амфибий, такого происхождения тела позвонка из частей установить не удается — здесь сразу появляется тело позвонка в виде костного цилиндра, на котором сидят верхние и нижние дуги, образующие вместе с телом одно целое (только у «аделоспондильных» Lysorophidae и близких к рептилиям Microsauria верхняя дуга отделяется швом от тела позвонка). У современных хвостатых амфибий позвонок развивается как будто в виде самостоятельного костного цилиндра, на котором располагаются хрящевые, позднее окостеневающие верхние и нижние дуги (Емельянов, 1925).

По палеонтологическим данным между хвостатыми и бесхвостыми амфибиями лежит целая пропасть именно в строении позвоночника — первые явно относятся к лепоспондильным формам с телом, происходящим независимо от дуг («автоцентрально»), вторые находятся в родстве с рахитомными лабиринтодонтами, у которых тело развивается за счет оснований дуг («аркоцентрально»). Между тем, по эмбриологическим данным такой пропасти нет — и у бесхвостых амфибий тело развивается как будто независимо от дуг и окостеневает в виде цилиндра, на котором располагаются хрящевые, позднее окостеневающие дуги (Емельянов, 1925). Такое же расхождение в выводах получается и при сопоставлении палеонтологических данных о строении позвоночника у низших Teleostomi (Amioidei) с фактами эмбрионального развития позвоночника тех же низших Teleostomi. По палеонтологическим данным, тело позвонка развивается из частей, соответствующих основаниям дуг, по эмбриологическим

данным, оно развивается как целое как будто независимо от сидящих на нем дуг.

Эти противоречия до сих пор не получили своего разрешения. Поэтому, занимаясь проблемой происхождения наземных позвоночных, я вынужден был взяться и за пересмотр вопроса о возникновении характерных структур позвоночника. Я рассчитывал получить разъяснения в результате исследования онтогенетического развития позвоночника Hynobiidae, которые оказались во многих отношениях столь примитивными. Мои расчеты в данном случае не совсем оправдались, так как общая картина развития у Hynobiidae та же, что и у других Urodela (H. K. Mookerjee, 1930). Однако мне все же удалось выяснить некоторые детали, которые имеют, как мне кажется, решающее значение. Основной своей задачей, кроме исследования онтогенеза у хвостатых амфибий, я ставил возможно более широкое сравнение, без предвзятой установки будто костной ткани в филогенезе обязательно должен предшествовать хрящ и без обычного противопоставления костных элементов хрящевым. Необходимо было также учесть строение позвоночника у наиболее примитивных наземных позвоночных. Ichthyostegidae не были вполне наземными формами. Вполне наземные формы имелись, однако, среди древнейших эмболомерных стегоцефалов, позвоночник которых многими палеонтологами (особенно D. Watson, 1926) считается исходным не только для рептилий, но и для позднейших лабиринтодонтов. Кроме того, чтобы понять структуру позвоночника в целом, необходимо было не только учесть различия в механических условиях его работы у рыб и у наземных позвоночных, но также и особенности его нагрузки в специфических условиях амфибиотической жизни. Последняя предъявляет совершенно особые требования, которые далеко не всегда удовлетворяются простым совмещением приспособлений к жизни в воде с приспособлениями к жизни на суше. В некоторых случаях необходимы были особые структуры, отличающиеся как от первых, так и от вторых.

Развитие позвоночника Hynobiidae

У эмбрионов Hynobius длиной 8 *мм* вокруг хорды имеется лишь очень редкая, равномерно рассеянная мезенхима без признаков какой-либо концентрации и без следов метамерного происхождения. Первые закладки элементов позвоночника и именно верхних дуг появляются у эмбрионов Hynobius длиной около 9 *мм*. На этих стадиях развития в передней части туловища на дорсолатеральной поверхности хорды появляются небольшие скопления мезенхимных клеток. Они располагаются прямо под миосептами, непосредственно перед интерсегментальными кровеносными сосудами и относятся, следовательно, как и у других позвоночных, к самой задней части первичного мезодермального сегмента. Позади интерсегментальных сосудов, т. е. в передней части следующего сегмента, лежат спинномозговые ганглии, которые таким образом правильно чередуются с зачатками верхних дуг. У более поздних зародышей имеются уже хорошо развитые хрящевые верхние дуги, сидящие непосредственно на хорде у основания миосепт и охватывающие с боков спинной мозг.

Одновременно с развитием хрящевых дуг начинается концентрация скелетогенной мезенхимы и на латеральной поверхности хорды, где она образует тонкий слой в области каждого первичного сегмента. Этот слой разрастается в вентральном и дорсальном направлениях и образует тонкое перихордальное кольцо вокруг хорды. Скелетогенные клетки располагаются на оболочке хорды в один ряд и сильно сплющиваются, образуя тонкий синцитий, окружающий всю хорду. Дальнейшее развитие приводит около времени вылупления уже к образованию костных тел позвонков. Этот процесс идет у Hynobius с такой скоростью, что невозможно проследить за отдельными этапами костеобразования. У Ranodon

эмбрионы (и личинки) имеют значительно бо́льшие размеры, чем у Hynobius и гораздо большее число клеток в любых зачатках. Кроме того, развитие у них протекает медленнее, и это позволяет установить многие детали, ускользающие при исследовании развития позвонков у Hynobius. У Ranodon перихордальный слой скелетогенной бластемы гораздо толще, по бокам хорды ядра располагаются в нем в два-три ряда. Хорошо видно сегментальное расположение перихордального слоя (рис. 1). В области

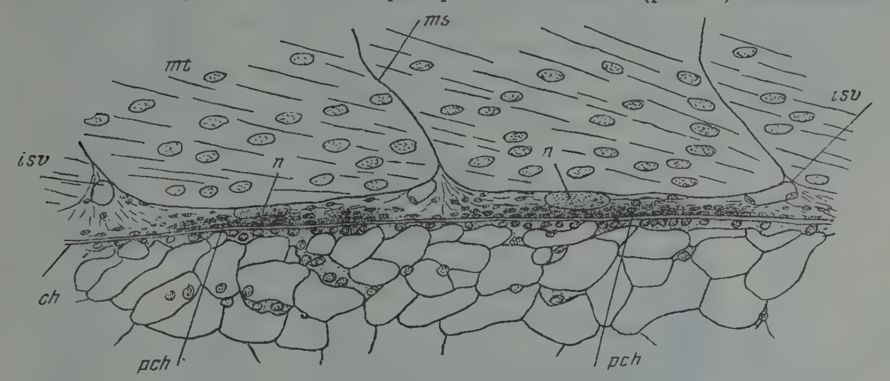


Рис. 1. Фронтальный разрез через личинку Ranodon sibiricus 22 *мм* длиной. Сегментальные сгущения скелетогенной мезенхимы на боковых поверхностях хорды

ch—оболочка хорды, *isv*—интерсегментальный сосуд, *ms*—миосепта, *mt*—миотом, *n*—спинномозговой нерв, *pch*—перихордальная бластема

миосепт он почти прерывается, здесь имеются лишь разрозненные клетки, лежащие в один слой на оболочке хорды. Интересно отметить, что и ядра хордального синцития концентрируются главным образом сегментально — под перихордальными сгущениями (рис. 1)[1].

У Ranodon довольно ясно виден билатеральный характер сгущения (рис. 2). Концентрация скелетогенной бластемы наиболее четко выражена на вентролатеральной поверхности хорды, где ядра располагаются в два-три ряда. Дорсолатерально они располагаются в два ряда, вентрально в один-два ряда, а дорсально имеется лишь один ряд разбросанных клеток. В области миосепт дорсолатеральная часть перихордального слоя соединяется с основаниями верхних дуг. Перихордальный слой утолщается, разрастается вокруг хорды, однако дорсально он остается более сжатым, а вентрально — более рыхлым. В слое, прилежащем к оболочке хорды, ядра сильно сплющиваются (рис. 3). В более поверхностных слоях они принимают овальную форму, вытянутую поперек длинной оси хорды. В средней части сегмента клетки сильно вытягиваются (особенно в поверхностном слое) и принимают веретеновидную форму, охватывая хорду.

Эти сегментальные сгущения скелетогенной бластемы на поверхности хорды представляют между прочим основу позднейшего развития межпозвоночных хрящей. Однако межпозвоночные хрящи амфибий — сравнительно ничтожные образования, играющие весьма незначительную роль в позвоночнике взрослого животного. Палеонтологи предполагают, что межпозвоночные хрящи амфибий гомологичны плевроцентрам стегоцефалов. Однако и последние представляют сравнительно незначительные элементы в позвоночнике рахитомных лабиринтодонтов. Между тем, в описанных перихордальных сгущениях мы имеем концентрацию почти всей скелетогенной бластемы позвоночника. Они занимают область всего

[1] На более поздних стадиях эта концентрация хордальных ядер в области перихордальной бластемы (хряща) выражена еще более резко. Она связана с прогрессирующим утолщением оболочек самой хорды в этой области.

мезодермального сегмента, да и между сегментами полностью не прерываются. Не будет ошибкой, если мы скажем, что в перихордальных сгущениях мезенхимы, органически связанных и с основаниями дуг, мы

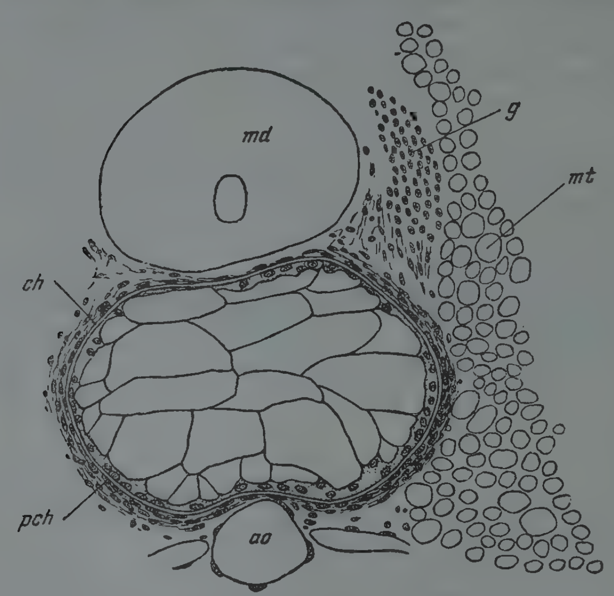


Рис. 2. Поперечный разрез через личинку Ranodon 23 *мм* длиной. Билатеральный характер перихордального сгущения

ao — спинная аорта, *ch* — оболочка хорды, *g* — ганглий, *md* — спинной мозг, *mt* — миотом, *pch* — перихордальная бластема

имеем закладку тел позвоночника (включая и межпозвоночные хрящи, которые у хвостатых амфибий не имеют самостоятельного значения).

Не подлежит сомнению, что эти перихордальные зачатки гомологичны перихордальным хрящам или первичным телам позвонков рептилий. Они сходны не только по происхождению, но и по структуре. Мы и будем их называть перихордальными сгущениями, перихордальной бластемой, перихордальными хрящами. Перихордальные сгущения переходят примерно на стадии вылупления (Hynobius длиной около 14 *мм*, Ranodon — около 22—23 *мм*) в фазу дальнейшей тканевой дифференцировки — возникает про-



Рис. 3. Тангенциальный разрез через перихордальный синцитий личинки Ranodon 22 *мм* длиной. Плоские ядра на поверхности хорды. На поперечных и фронтальных разрезах они кажутся сильно вытянутыми в длину

тохондральная сеть основного вещества, и одновременно появляются признаки поверхностного окостенения. В обоих случаях ясно выявляется организующая роль хряща верхних (а в хвосте — и нижних) дуг.

Первые признаки дифференцировки выражаются в появлении тонких волокнистых структур под краем оснований верхних дуг на месте их перехода в перихордальную бластему. Они окрашиваются по Маллори в голубой цвет и ясно различимы лишь при больших увеличениях (рис. 4

сделан с иммерсией). Они располагаются в виде тяжей между клетками (или в их эктоплазме?), а частью прямо на эластической оболочке хорды, в особенности у заднего и переднего края верхней дуги, где перихордальная бластема хорошо выражена. На месте перехода бластемы в хрящ верхней дуги такие пучки волокон как будто входят в хрящ и теряются в нем (рис. 4, вверху). Непосредственно у вентрального края основания верхних дуг они также имеются, но здесь они прилегают вплотную к оболочке хорды, и при первом появлении их трудно заметить. На рис. 5 изображен при еще большем увеличении продольный (фрон-



Рис. 4. Поперечный разрез через хорду личинки Ranodon 23 *мм* длиной. Волокнистая межклеточная структура под задним краем верхней дуги

bd—нижне-задний край верхней дуги, *ch*—оболочка хорды, *f*—пучки волоконец

Рис. 5. Фронтальный разрез через хорду личинки Ranodon 22 *мм* длиной непосредственно под задним краем верхней дуги. Стрелка направлена к голове

ch—оболочка хорды, *chs*—хордальный синцитий (эпителий), *el*—эластическая оболочка хорды, *f*—пучок межклеточных волоконец, *isv*—межсегментальный сосуд, *mo*—зачатки остеоидной мембраны, *ms*—миосепта, *pch*—перихордальная бластема, *v*—желточные зерна

тальный) разрез под нижним краем основания верхней дуги. Здесь только сзади (рис. 5, справа) ясно видны пучки волокон. Посредине они, по-видимому, ложатся прямо на эластическую оболочку.

Эти процессы дифференцировки протекают очень быстро, так что среди личинок, находящихся на стадии вылупления, наравне с теми, у которых не удается подметить никаких межклеточных структур, попадаются личинки такого же размера и внешнего вида, у которых уже имеются несомненные зачатки костных тел позвонков. При закладке последних прежде всего изменяется характер упомянутых волокнистых структур — они уплотняются, сильнее окрашиваются и принимают более определенное направление, слагаясь в тонкую пластинку. По-прежнему их легче заметить у заднего и отчасти у переднего края основания дуги, так как здесь появляется слой перихордальной бластемы, на которую и ложится возникающая пластинка (рис. 6). Ближе к середине дуги эта пластинка ложится прямо на хорду (рис. 7). То же самое наблюдается и у Hynobius и также на стадии вылупления (рис. 8). Однако при меньшем числе клеток, которые здесь очень сильно сплющены на поверхности хорды, все это выражено не столь ясно, как у Ranodon. Возникающие как будто гомогенные пластинки не являются еще костными, однако они несомненно служат основой для развития костных тел позвонков. Само костеобразование следует за этим с катастрофической скоростью по всей

длине позвоночника; немного запаздывает лишь развитие костных тел в хвостовой области. С другой стороны, закладка хрящевых дуг, начинаясь в передней части туловища, идет в кранио-каудальной последователь-

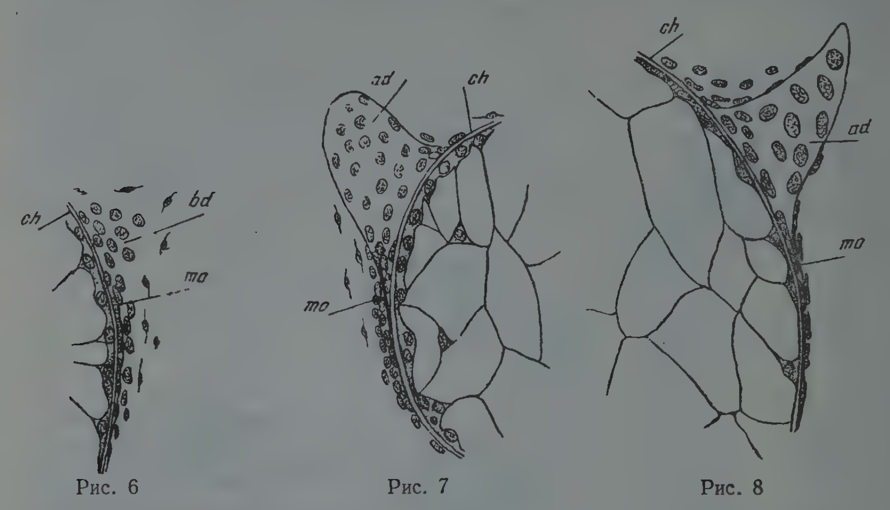


Рис. 6. Поперечный разрез через хорду личинки Ranodon 22 *мм* длиной на уровне заднего края верхней дуги

bd—край верхней дуги, *ch*—оболочка хорды, *mo*—зачаток остеоидной мембраны

Рис. 7. Поперечный разрез через задний край верхней дуги личинки Ranodon 23 *мм* длиной

ad—верхняя дуга, *ch*—оболочка хорды, *mo*—зачаток остеоидной мембраны—тела позвонка

Рис. 8. Поперечный разрез через задний край верхней дуги личинки Hynobius Kayserlingii 14 *мм* длиной. Обозначения см. на рис. 7.

ности и лишь со значительным опозданием переходит на хвостовую область. Поэтому в хвостовой области, где сильно запаздывает развитие как верхних, так и в особенности нижних дуг, яснее видна связь между процессом охрящевения самих дуг и дифференцировкой перихордальной бластемы. Эта связь устанавливается с полной ясностью еще и потому, что в задней части хвостовой области перихордальная бластема продолжается между мезодермальными сегментами в виде хорошо заметного слоя клеток. Таким образом, здесь имеется непрерывный перихордальный слой по всей поверхности хорды. Особенности развития позвоночника хвостовой области проливают свет на природу описанных пластинчатых структур и яснее подчеркивают связь костеобразования с хрящевыми дугами и даже с самим процессом охрящевения.

В задней части хвостовой области личинки Hynobius длиной 25 *мм* верхние дуги находятся на разных стадиях развития, а нижние дуги частью только закладываются. При переходе от задней части хвостовой области к передней можно проследить за всеми стадиями закладки и тканевой дифференцировки как дуг, так и тел позвонков.

На рис. 9 показан поперечный разрез через позвоночник в задней части хвостовой области. На рисунке вся сеть гомогенной основной субстанции залита тушью (на препарате — окраска по Маллори). Хорошо виден непрерывный переход молодого хряща верхних дуг в перихордальный слой, который развит и в области дуг, т. е. интерсегментально (в миосепте), хотя он и состоит здесь из одного только ряда клеток. Также без всякого перерыва перихордальный слой переходит в протохондральные зачатки нижних дуг. Все эти образования составляют одно целое. Они составляют одно целое и по тканевой дифференцировке. При сравнении

с рептилиями можно смело говорить об образовании первичных тел позвонков в хвостовой области у Hynobiidae. Эти тела соединяются, как и у рептилий, интервертебрально и образуют собственно непрерывную перихордальную трубку. Типичного хряща, правда, еще нет. Перихордальный слой является скорее протохондральным (хотя в конце хвоста он переходит в самый типичный гиалиновый хрящ). Однако все же имеется и некоторая дальнейшая дифференцировка. Именно, поверхностная пластинка перихордального слоя, а также поверхность оснований верхних дуг окрашиваются более интенсивно, чем межклеточная сеть. Этого нет ни в нижних дугах, где имеется лишь тонкая протохондральная сеть, ни в вентральной части перихордального слоя, где поверхностная пластинка также ничем не выделяется.

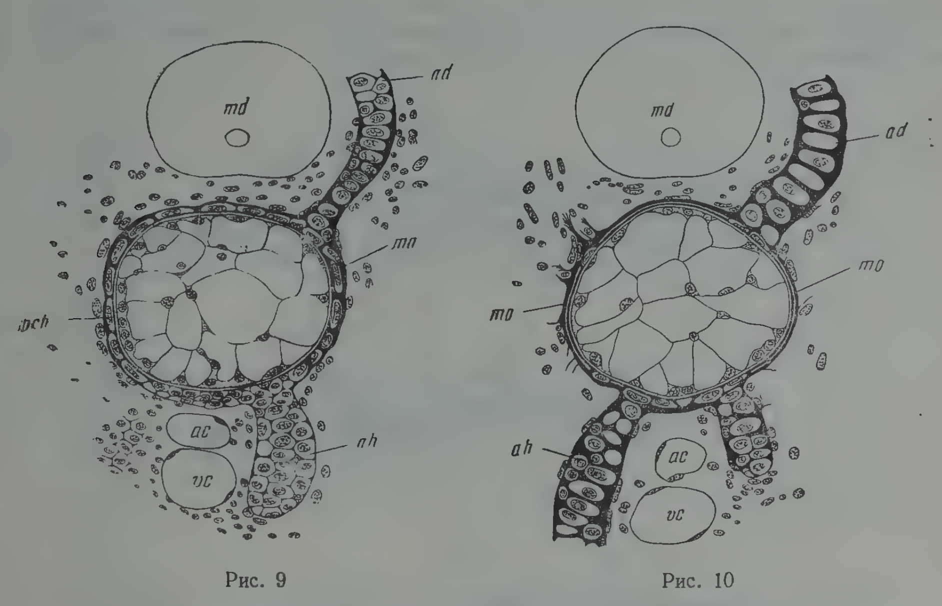


Рис. 9 Рис. 10

Рис. 9. Поперечный разрез через хвостовую область личинки Hynobius 25 *мм* длиной. Неразрывность связи между дугами и протохондральным слоем вокруг хорды

ac—хвостовая артерия, *ad*—верхняя дуга, *ah*—гемальная дуга, *md*—спинной мозг, *mo*—остеоидная мембрана на поверхности протохондрия, *pch*—перихордальный слой, *vc*—хвостовая вена

Рис. 10. Поперечный разрез через хвостовую область личинки Hynobius 25 *мм* длиной (немного впереди от предыдущего разреза). Обозначения см. на рис. 9

Интенсивно окрашивающаяся поверхностная пластинка, несомненно, представляет собой зачаток костного позвонка. В середине мезодермального сегмента, т. е. между дугами, эта пластинка исчезает, хотя перихордальный слой достигает здесь наибольшей мощности — двух-трех рядов клеток с тонкой протохондральной сетью. Так как развитие и в хвосте идет довольно быстро, описанная картина наблюдается одновременно лишь на II — III сегментах. Далее по направлению назад весь перихордальный слой дифференцирован гораздо слабее и на нем нет еще поверхностной окрашивающейся пластинки. Во впереди лежащих сегментах имеются, однако, уже настоящие позвонки. На рис. 10 показан разрез через позвонок, лежащий лишь немного далее вперед. Здесь как верхние, так и нижние дуги состоят из молодого хряща, на поверхности которого начинается окостенение, переходящее в кольцо вокруг хорды. Перихордальный слой редуцирован — он представлен лишь широко рассеянными клетками, кое-где вклинивающимися между хордой и зачатком костного те-

ла позвонка. Все же между последним и оболочкой хорды заметна щель (рис. 10). Еще далее вперед — в передней части хвоста и в туловище зачаток костного тела ложится непосредственно на эластическую оболочку хорды, и тогда очень трудно бывает уловить первую закладку тела позвонка и его границы. В задней половине хвостовой области картина гораздо яснее вследствие наличия перихордального слоя клеток между оболочкой хорды и развивающимся окостенением.

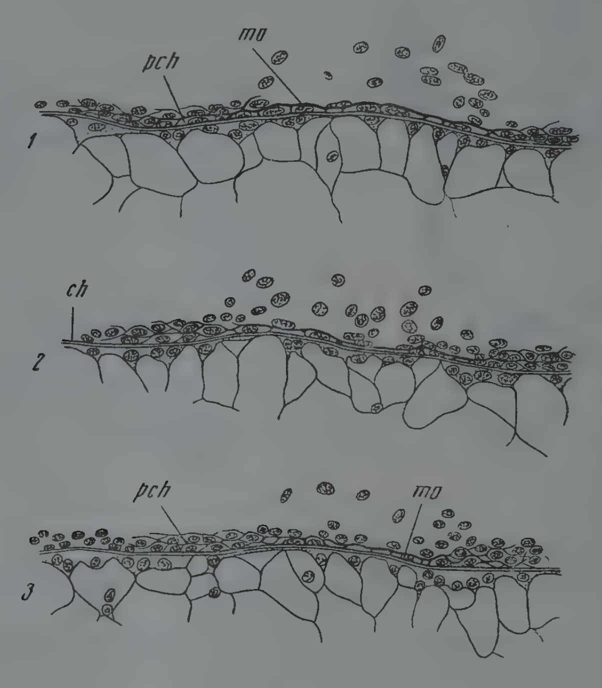


Рис. 11. Фронтальные разрезы через зачаток одного и того же тела позвонка личинки Hynobius около 20 *мм* длиной, в хвостовой области

1 — разрез под основанием верхней дуги, *2* — разрез на уровне середины хорды, *3* — разрез на уровне нижней трети хорды, *ch* — оболочка хорды, *mo* — остеоидная мембрана тела позвонка, *pch* — перихордальный слой

На фронтальных разрезах видна протяженность закладок и их локализация. Первые признаки костеобразования появляются, как уже описано, у основания верхних дуг в виде гомогенной пластинки на поверхности перихордальной бластемы. Эта пластинка быстро распространяется от основания дуги как в дорсальном направлении, соединяя обе дуги между собой над верхней стенкой хорды, так и в вентральном направлении. Разрастаясь вниз, она быстро охватывает хорду сначала полукольцом с дорсальной стороны и с боков, а затем, замыкаясь вентрально, превращается в полное кольцо вокруг хорды. Закладка тела позвонка ограничивается вначале небольшой областью миосепты (рис. 11). Непосредственно под основанием верхней дуги она наиболее широкая (рис. 11, *1*), к середине хорды становится несколько у́же и тоньше (рис. 11, *2*) и на нижней трети стенки хорды постепенно исчезает (рис. 11, *3*). Процесс обрастания хорды закладкой тела позвонка протекает у Hynobius с очень большой скоростью и, как уже говорилось, несколько запаздывает только на вентральной стороне хорды. У Ranodon эти процессы немного более растянуты, но все же позволяют несколько уточнить сделанное описание,

главным образом благодаря большой величине личинок. На фронтальных разрезах через хвостовую область Ranodon также видна ограниченность закладки тела небольшой областью миосепты (рис. 12). На рис. 12 пред-

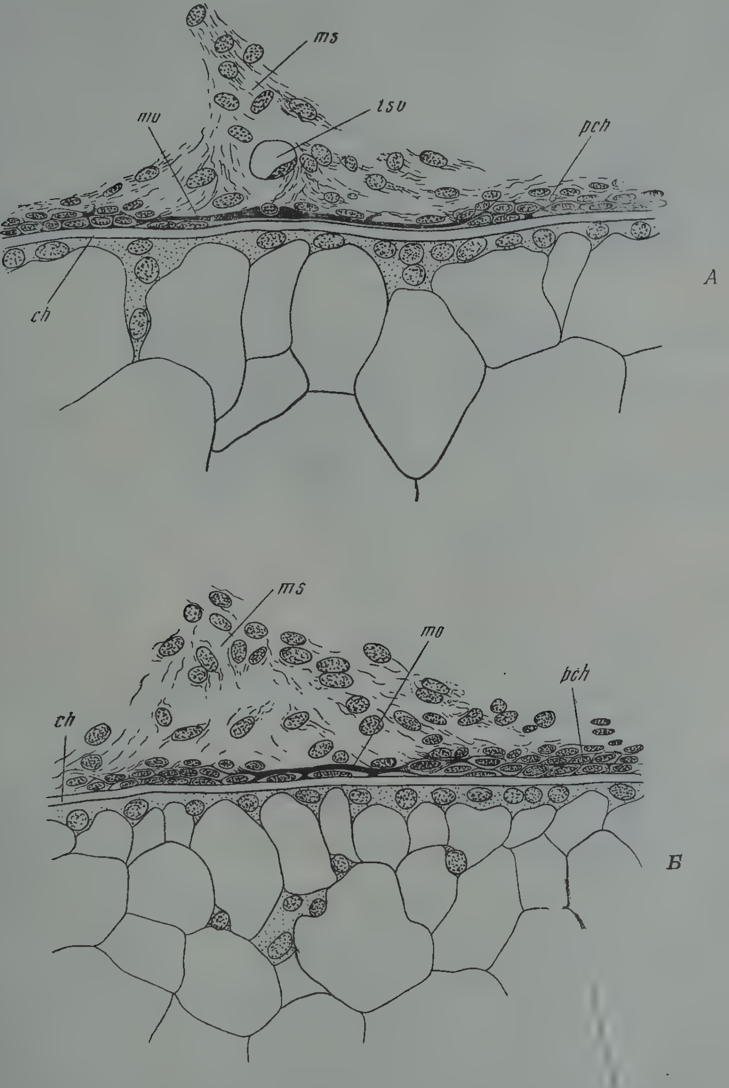


Рис. 12. Фронтальные разрезы через зачаток одного и того же тела позвонка личинки Ranodon 23 *мм* длиной (в хвостовой области)

А—под верхней дугой, *Б*—на уровне нижней половины хорды, *ch*—оболочка хорды, *isv*—межсегментальный сосуд, *mo*—остеоидная мембрана тела позвонка, *ms*—миосепта, *pch*—протохондральный слой на хорде

ставлены два фронтальных разреза через закладку тела одного и того же позвонка. На рис. 12, *А* срез прошел недалеко под верхней дугой. Закладка имеет здесь как бóльшую протяженность, так и бóльшую толщину. На рис. 12, *Б* срез прошел на уровне нижней трети стенки хорды. Закладка имеет здесь значительно меньшие размеры. На следующем, еще более вентральном срезе закладка уже полностью исчезает.

Все изложенное показывает, что тканевая дифференцировка, ведущая к закладке тел позвонков, начинается от оснований верхних дуг, сначала в виде появления волокнистых межклеточных структур, затем — гомогенных пластинок, органически связанных с хрящом верхних дуг. Зачатки тел позвонков развиваются таким образом в виде мембран, дифференцирующихся от оснований дуг по поверхности перихордальной бластемы (в задней половине хвостовой области) или прямо на поверхности хорды (в туловище и в передней части хвоста). В хвостовой области эти зачатки образуются в качестве поверхностной мембраны системы протохондральных ячеек одновременно с образованием протохондральной сетки во всем слое перихордальной бластемы. Поверхностная мембрана утолщается и начинает принимать более интенсивную окраску. Одновременно тот же процесс обособления поверхностного слоя идет и на хряще осно-

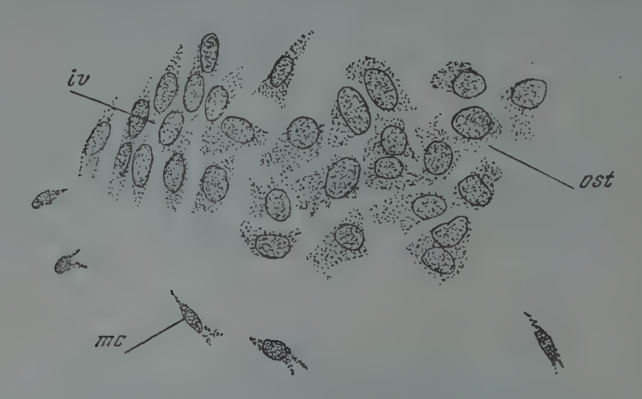


Рис. 13. Тангенциальный разрез через перихордальную бластему личинки Ranodon 30 *мм* длиной

iv—клетки межпозвоночной области, *mc*—мезенхимные клетки, *ost*—остеобласты

ваний верхних дуг. Перихондральное окостенение верхних дуг с самого начала неразрывно связано с зачатками тел позвонков. Костеобразование представляет здесь единый процесс, распространяющийся с одной стороны вокруг хорды и с другой стороны — вокруг хряща верхних дуг.

На описанных стадиях развития зачатки костных тел позвонков, несомненно, не состоят еще из настоящей кости — это тонкие гомогенные мембраны, в которых, по-видимому, еще нет извести. Очевидно, можно их считать остеоидными. Включение клеточных элементов кое-где начинается (рис. 12, *A*). Типичного слоя остеобластов на этих стадиях обнаружить не удается. На поверхности хорды лежат крайне уплощенные клетки в виде тонкого перихордального синцития не только интерсегментально, но и в будущей межпозвоночной области. Эти клетки частью попадают под развивающуюся остеоидную мембрану, большей же частью остаются над нею. Во всяком случае после появления остеоидной мембраны на ее поверхности оказывается слой крайне плоских клеток, который на продольных разрезах трудно обнаружить — лишь изредка попадаются сильно вытянутые (в разрезе) ядра. На тангенциальных срезах они образуют, однако, почти непрерывный слой клеток с большими округлыми, слабо окрашивающимися (так как они представляют лишь очень тонкие диски) ядрами (рис. 13).

Между зачатками тел позвонков клетки перихордального слоя вытягиваются поперек оси хорды и их ядра принимают овальную форму (рис. 13).

Очевидно, плоские клетки на поверхности остеоидных мембран и являются остеобластами.

Первый этап развития костного тела позвонка характеризуется таким образом организующей ролью оснований верхних дуг. На рис. 14 эта роль верхних дуг показана в виде схемы. Перихордальное окостенение распространяется с оснований верхних дуг как вокруг самих дуг, так и вокруг хорды, охватывая ее сначала дорсально, а затем и по всей окружности.

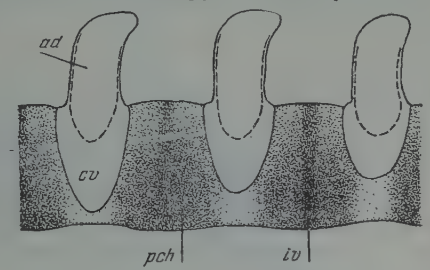


Рис. 14. Схема развития тел позвонка в связи с перихондральным окостенением верхних дуг

ad—верхняя дуга, *cv*—зачаток тела позвонков, *iv*—межпозвоночная зона, *pch*—перихордальная бластема

Развивающееся окостенение первоначально не проникает в промежуток между основанием дуги и оболочкой хорды (рис. 15, 20). Хрящевые дуги, как и на ранних стадиях развития, сидят непосредственно на оболочке хорды. В туловищной области связь перихондрального окостенения дуг с зачатками костных тел видна особенно ясно как на фронтальных разрезах через основания дуг (рис. 20), так и на поперечных разрезах через передний или задний край дуги, ибо здесь развивающаяся кость отделяется от хорды более мощным слоем перихордальной бластемы (рис. 16). Постепенно окостенение начинает проникать и под

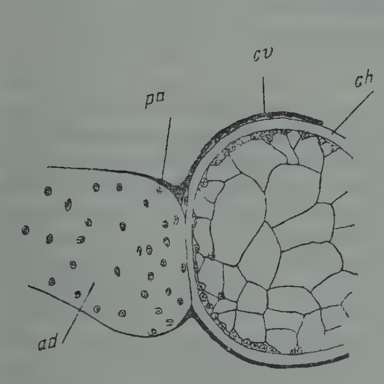


Рис. 15

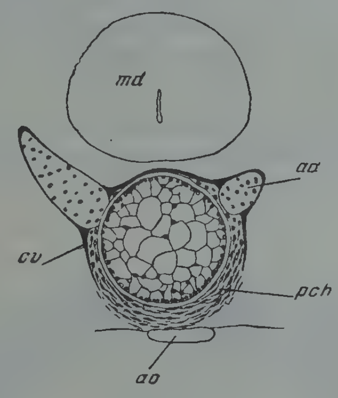


Рис. 16

Рис. 15. Поперечный разрез через середину первого позвонка личинки Ranodon 25 *мм* длиной

d—верхняя дуга, *ch*—оболочка хорды, *cv*—костное тело позвонка, *pa*—перихондральное окостенение дуги

Рис. 16. Поперечный разрез через задний край второго позвонка личинки Ranodon 25 *мм* длиной (ориентировка не точная)

ad—верхняя дуга, *ao*—аорта, *cv*—край костного тела, *pch*—перихордальный слой (протохондрий), *md*—спинной мозг

основание дуги, вклиниваясь все глубже и полностью отделяя хрящевую дугу от оболочки хорды тонким слоем кости. Этот процесс, протекающий у Ranodon довольно медленно, завершается у Hynobius (и, вероятно, у большинства других Urodela) уже на ранних стадиях окостенения позвонков.

Если первая фаза возникновения костных тел позвонков в виде узких интерсегментальных колец явно связана с организующей ролью верхних дуг (а в хвосте связана и с нижними дугами), то вторая фаза разрастания этих тел характеризуется формирующим значением перихордальной бла-

стемы. Если в первой фазе возникает тонкая мембрана в виде узкого кольца, охватывающего хорду лишь в области прикрепления миосепты, то во второй фазе возникают сразу более толстые надставки этого кольца впереди — в задней половине предыдущего сегмента и позади — в первой половине последующего сегмента (рис. 17). Эти части тела ложатся на более мощный слой перихордальной ткани и соответственно приподнимаются над поверхностью хорды, образуя расширенные концы тела позвонка. Костеобразование происходит на поверхности перихордальной бластемы в теснейшей связи с протохондральной ее сетью. Остеоидная пластинка дифференцируется в поверхностной мембране протохондральных ячеек (рис. 17). Это видно как на рис. 17, так и на рис. 18, где показана часть поперечного разреза через конец тела позвонка. Остеоидная мембрана выделяется на поверхности перихордальной ткани не только своей толщиной, но и более интенсивной окраской (что на рисунке не показано). Снаружи она покрыта тонким слоем плоских остеобластов (рис. 18). При примененной окраске (по Маллори) невозможно установить, образуется ли остеоидная мембрана вначале путем преобразования наружной протохондральной мембраны или путем наслоения на ее поверхности. Дальнейшее ее нарастание в толщину происходит, однако, снаружи в результате деятельности поверхностого слоя остеобластов, и в дальнейшем костная ткань ясно отличается по своей окраске и структуре. На рис. 19, сделанном при большом увеличении, видно уже начало включения клеток внутрь костной пластинки. Видно также начало преобразования протохондральной сети перихордальной ткани в более значительные прослойки основного вещества. В дальнейшем

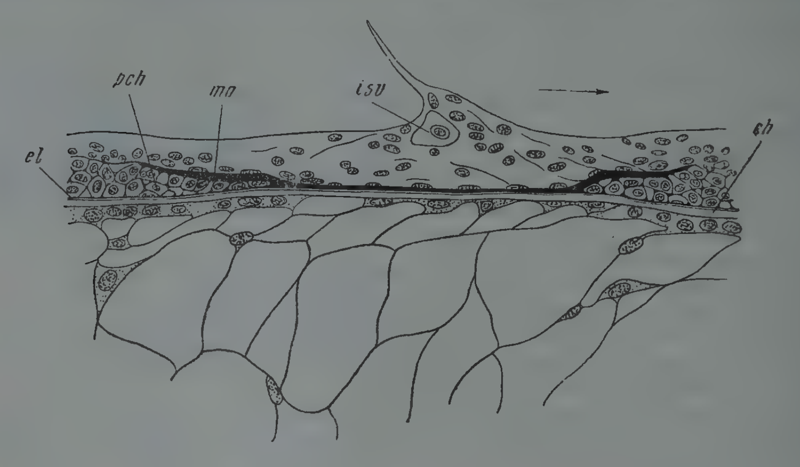


Рис. 17. Фронтальный разрез через зачаток тела позвонка личинки Ranodon 24 *мм* длиной. Развитие передней и задней части костного тела на поверхности перихордального слоя (протохондрия)

ch—волокнистая оболочка хорды, *el*—эластическая оболочка, *isv*—межсегментальный сосуд, *mo*—остеоидная мембрана, *pch*—перихордальный слой протохондрия

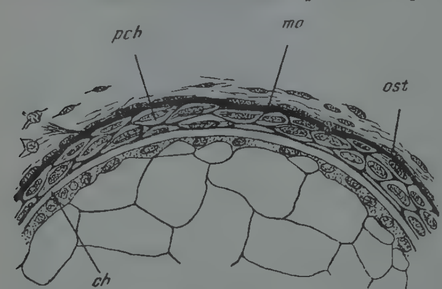


Рис. 18. Поперечный разрез через заднюю половину тела позвонка личинки Ranodon 28 *мм* длиной

ch—оболочка хорды, *mo*—костная пластинка тела, *ost*—остеобласты, *pch*—перихордальный хрящ

здесь развивается хотя и крупно ячеистый, но все же настоящий гиалиновый хрящ. Только в средней части, между последовательными телами позвонков, клетки сильнее вытягиваются поперек длинной оси хорды, приобретают веретеновидную форму, и молодой хрящ приобретает как будто волокнистый характер.



Рис. 19. Фронтальный разрез через заднюю половину тела позвонка личинки Ranodon 24 *мм* длиной

ch—волокнистая оболочка хорды, *el*—эластическая оболочка, *isv*—межсегментный сосуд, *mo*—остеоидная мембрана, *pch*—перихордальный слой прохондрия

Перихордальная бластема переходит в кольцевидное хрящевое образование, которое обычно называют межпозвоночным хрящом. Однако его с таким же основанием можно было бы назвать позвоночным хрящом, так как он подстилает тела позвонков, по меньшей мере переднюю и заднюю их треть. В некоторых случаях он разрастается и под среднюю часть тела позвонка (Cryptobranchus) и во всяком случае он образует непрерывный слой под телами позвонков в задней части хвостовой области.

Из приведенного описания ясно, что перихордальный хрящ закладывается как цельное образование. С. В. Емельянов (1925), описывающий раздельную закладку межпозвоночного хряща из переднего и заднего колец, имел в своем распоряжении лишь очень поздние стадии развития. Тритон длиной 36 *мм*, изображенный на рисунке, на который ссылается С. В. Емельянов в своем описании, обладает уже давно и окончательно сформированным позвоночником. «Скелетная оболочка» С. В. Емельянова — это готовые костные тела позвонков. Хрящевые дуги, конечно, сидят уже не на хорде, а на этих костных цилиндрах. Межпозвоночные хрящи и на этих стадиях не разделены — суставная щель появляется лишь после метаморфоза.

Перихордальный хрящ в большей своей части является основой, на которой перихондрально развиваются тела позвонков (по меньшей мере передняя и задняя трети этих тел — рис. 17, 20). В средней части хряща между последовательными телами дифференцируется мелкоклеточная зона более молодой ткани, явно служащая зоной роста, за счет которой происходит удлинение как отдельных позвонков, так и всего позвоночника в целом (рис. 20). Только после метаморфоза в перихордальном хряще дифференцируется сустав. Таким образом, мы приходим к неизбежному выводу о том, что перихордальный хрящ хвостатых амфибий является такой же основой для формирования тел позвонков (путем перихондрального окостенения), как и перихордальный хрящ или первичные тела позвонков рептилий. Отличие состоит лишь в том, что интерсегментально, т. е. в середине тела позвонка, этот хрящ у хвостатых амфибий прерывается.

Мы полагаем, что этот перерыв есть результат вторичной редукции (в задней части хвоста еще сохранилась исходная непрерывность). В каж-

дом сегменте на этом хряще развивается задняя треть тела предыдущего позвонка и передняя треть последующего (рис. 20). Средняя часть тела каждого позвонка развивается раньше, располагается интерсегментально и закладывается в органической связи с основаниями верхних дуг (рис. 14) прямо на поверхности хорды.

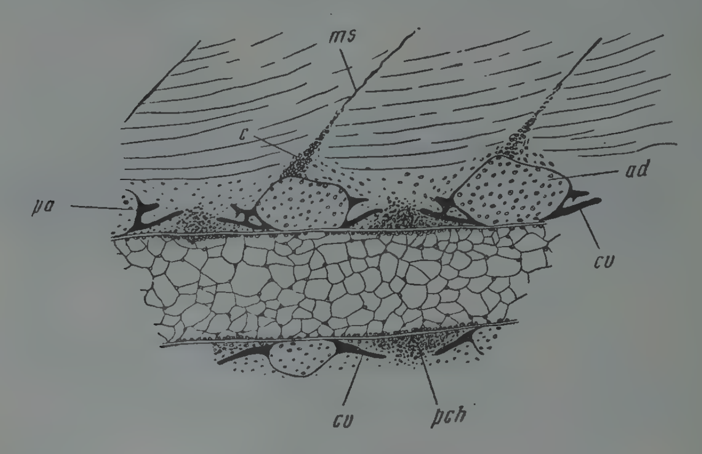


Рис. 20. Фронтальный разрез через позвоночник личинки Ranodon 35 *мм* длиной на уровне оснований верхних дуг. Связь костных тел с перихондрием дуг

ad—верхняя дуга, *c*—зачаток ребра, *cv*—костное тело позвонка, *ms*—миосепта, *pa*—перихондральное окостенение дуги, *pch*—перихордальный хрящ

Однако в хвостовой области, где развивается более мощный перихордальный слой скелетогенной бластемы (особенно вентрально), и средняя часть тела позвонка развивается не на оболочке хорды, а на этой бластеме. В передней части хвостовой области она сохраняется только вентрально и образует иногда настоящий гипохордальный хрящ, неразрывно связанный с хрящевыми нижними дугами. Окостенение тел позвонков и здесь ясно связано с основаниями нижних дуг. Вентрально между дугами костная пластинка ложится тогда не на оболочку хорды, а на этот гипохордальный хрящ.

Таким образом, при решении вопроса о происхождении позвонков хвостатых амфибий мы должны считаться со следующими фактами.

1. Первоначальная закладка тела происходит интерсегментально у основания верхних дуг и без перерыва переходит в перихондральное окостенение этих дуг. Этим самым твердо устанавливается участие оснований верхних дуг, т. е. basidorsalia, в образовании тел позвонков. Сколь велико это участие, сказать невозможно, так как позднейшее срастание с другими элементами могло не оставить заметного следа в онтогенезе костного тела. В хвостовой области несомненное участие в образовании тел принимают и перихондральные окостенения, развивающиеся от оснований нижних дуг.

2. Дальнейшее нарастание костного тела позвонка происходит за счет перихондрального окостенения на поверхности перихордального хряща в задней части предыдущего сегмента (basiventrale?) и в передней части последующего (interventrale?).

Вопрос о значении этих процессов костеобразования на поверхности перихордального хряща можно решить только в связи с вопросом о происхождении самого хряща (этот вопрос разбирается в дальнейшем сообщении).

Сравнение с развитием тел позвонков у бесхвостых амфибий и у рептилий

Мы уже указывали на принципиальное сходство перихордального хряща хвостатых амфибий отчасти с перихордальным хрящом бесхвостых и в особенности с первичными телами позвонков рептилий. У бесхвостых амфибий перихордальный (эпихордальный) хрящ образуется как будто путем разрастания и последовательного слияния оснований верхних дуг. Иногда образуется и гипохордальная полоса хряща, связанная по своему происхождению, вероятно, с нижними дугами. Наконец, как у Urodela, на боковых стенках хорды концентрируется скелетогенная бластема, которая превращается в хрящ только между телами позвонков. Окостенение начинается перихондрально от оснований верхних дуг. Несмотря на общее сходство, мы должны, однако, подчеркнуть особую специализацию бесхвостых, у которых преобладающую роль в построении тел позвонков получили верхние дуги.

У бесхвостых дифференцируется также настоящее межпозвоночное тело, в котором иногда наблюдается и самостоятельный центр окостенения. У рептилий скелетогенная бластема, концентрируясь вокруг хорды, образует совершенно непрерывный слой (первичное тело), который в середине каждого сегмента, т. е. между будущими телами позвонков, отличается лишь своей структурой из веретеновидных клеток, вытянутых поперек оси хорды. Основания верхних дуг разрастаются по поверхности перихордального хряща, образуя второй слой на первичном теле. Окостенение начинается дорсально и вентрально на поверхности перихордального хряща. Костная пластинка проникает затем под основания дуг и распространяется по всей поверхности перихордального хряща, т. е. первичного тела, под слоем вторичного хряща. Окостенение простирается и на основания верхних дуг, охватывая их в виде манжетки. Однако сами дуги имеют также свое собственное перихондральное окостенение.

Все это ясно показывает как сходство, так и различия при сравнении с процессами, описанными для хвостатых амфибий. Перихордальная бластема хвостатых амфибий закладывается на боковых стенках хорды, как и у бесхвостых, где она превращается в хрящ только между телами позвонков и иногда у вентральной стенки хорды. Можно считать, что перихордальная бластема хвостатых амфибий включает в свой состав между прочим межпозвоночные хрящи бесхвостых, а быть может и гомологи гипохордальных хрящей. Однако разрастания оснований хрящевых верхних дуг по поверхности хорды у хвостатых амфибий не наблюдается. С другой стороны, окостенение тел позвонков начинается у хвостатых амфибий, как и у бесхвостых, от оснований верхних дуг.

При сравнении с рептилиями можно также отметить общее сходство перихордальной бластемы хвостатых амфибий с первичными позвонками рептилий. У хвостатых амфибий непрерывность этой бластемы нарушается лишь ее редукцией в области миосепт (т. е. в середине тел позвонков). Очень велико сходство в структуре перихордального хряща хвостатых амфибий с перихордальным хрящом рептилий. У последних он достигает гораздо большей мощности. У хвостатых амфибий окостенение начинается от оснований верхних дуг и продолжается на поверхности перихордального хряща. У рептилий оно начинается на поверхности перихордального хряща и переходит на основания дуг. Однако сами верхние дуги имеют свои собственные окостенения. Это подчеркивает некоторую независимость верхних дуг от тела позвонка. Участие верхних дуг в образовании тел у рептилий невелико (но основания дуг все же входят в состав тел). У хвостатых амфибий костные тела закладываются в связи с окостенением верхних дуг, но в дальнейшем развиваются на перихордальном хряще. У бесхвостых как хрящевая основа, так и окостенение тел позвонков возникает почти исключительно от верхних дуг. В этом отношении хвостатые амфибии занимают как бы промежуточное положение.

Выводы

1. Скелетогенная мезенхима, сначала рыхло рассеянная вокруг хорды, концентрируется прежде всего (у эмбрионов Hynobius длиной около 9 *мм*) межсегментно у дорсолатеральной стенки хорды, образуя зачатки верхних дуг. При охрящевении эти дуги сидят непосредственно на оболочке хорды. Остальная мезенхима концентрируется в конце эмбрионального периода посегментно, главным образом, у вентролатеральной стенки хорды. Таким образом, формируется плотный слой перихордальной бластемы в виде парного зачатка в каждом мезодермальном сегменте. В области миосепт зачаток прерывается. Перихордальная бластема быстро разрастается в виде кольца вокруг хорды. Клетки, лежащие непосредственно на эластической оболочке хорды, принимают совершенно плоскую форму. Позднее они участвуют в костеобразовании и частью включаются в кость, но в большинстве оказываются на поверхности костного цилиндра — тела позвонка. Перихордальная бластема органически связана с основаниями хрящевых дуг и дифференцируется в связи с ними, образуя сначала протохондральный слой, который позднее превращается в настоящий хрящ. Клетки перихордальной бластемы вытягиваются поперек длинной оси хорды и их ядра принимают овальную форму. Перихордальный хрящ представляет собой с самого начала единое целое, в котором посредине дифференцируется зона роста, представленная более молодым хрящом. В средней части последнего клетки вытягиваются сильнее и приобретают веретеновидную форму. Здесь намечается граница между соседними позвонками. Однако суставная щель развивается только после метаморфоза.

2. Костное тело позвонка развивается очень рано и с большой скоростью сейчас же после вылупления личинки из оболочек. Первые признаки дифференцировки начинаются около времени вылупления и выражаются в появлении плотных пучков волоконец в скелетогенной бластеме у основания верхних дуг. Пучки волокон сливаются и образуют перекладины гомогенного вещества. Таким образом, развивается протохондральная сеть, распространяющаяся на всю перихордальную бластему. Одновременно на поверхности бластемы у основания дуг выделяется мембрана, окрашивающаяся более интенсивно, переходящая на поверхность хорды и быстро разрастающаяся по ее оболочке в дорсальном и вентральном направлениях. Одновременно она разрастается и под перихондрием самих дуг. В задней части хвостовой области перихордальная бластема развивается на всем протяжении хорды без перерыва, и упомянутая мембрана дифференцируется на поверхности этой бластемы (протохондрия), а не непосредственно на хорде. Эта мембрана представляет первую закладку костного тела позвонка. Она образует одно целое с перихондральным окостенением верхних дуг и под основания этих дуг вначале не проникает. Первая фаза образования костных тел ограничивается только областью миосепты и связана по меньшей мере с организующим влиянием верхних дуг. Остеоидная мембрана развивается от основания верхних дуг и непосредственно связана с перихондральным окостенением последних.

Дальнейшее развитие костного тела позвонка продолжается в области задней части предыдущего и передней части последующего мезодермального сегмента на поверхности перихордального хряща (прохондрия).

3. Так как не менее двух третей костного тела позвонка развиваются в органической связи с перихордальным хрящом как его перихондральное окостенение, то вопрос о происхождении этого тела у хвостатых амфибий нужно решать в связи с вопросом о происхождении перихордального хряща. Перихордальная бластема закладывается на боковых стенках хорды. Парность этой закладки и посегментное расчленение указывают на происхождение из дуг позвонков. При сравнении с рептилиями можно отметить общее сходство с их первичными позвонками, на поверхности ко-

торых также развивается костное тело в виде тонкого цилиндра, связанного с перихондральным окостенением оснований верхних дуг. Можно высказать предположение, что перихордальный хрящ хвостатых амфибий произошел путем слияния зачатков basiventralia и interventralia, а костное тело позвонка есть результат соединения гипоцентра впереди и плевроцентра сзади с вклинивающимся между ними основанием верхней дуги (basidorsale). Возможно, что он возник непосредственно на основе эмболомерных позвонков путем раннего срастания его элементов.

Литература

Емельянов С. В., 1925. К вопросу о развитии позвоночника амфибий, Русск. зоол. журн., 5, вып. 1, 2.

Mookerjee H. K., 1930. On the development of the vertebral column of Urodela, Philos. Trans. Roy. Soc. London (B), vol. 218.

Schauinsland H., 1906. Die Entwicklung der Wirbelsäule nebst Rippen u. Brustbein, O. Hertwig. Handb. d. vergl. u. exper. Entwicklungslehre d. Wirbeltiere, Bd. 3., Jena.

MORPHOLOGY OF THE VERTEBRAL COLUMN IN URODELA
I. DEVELOPMENT OF THE CENTRUM OF THE VERTEBRAE

Acad. I. I. SCHMALHAUSEN

Zoological Institute of the Academy of Sciences of the USSR (Leningrad)

Summary

Skeletogenous mesenchyme, at the beginning loosely scattered around the notochord, condenses first of all (in Hynobius embryos reaching the length of about 9 mm.) intersegmentally at the dorsolateral wall of the notochord, forming the rudiments of the neural arches. At the chondrification these arches are seated directly on the notochordal sheath. At the end of the embryonic period the remaining mesenchyme condenses segmentally, chiefly at the ventrolateral wall of the notochord (figs. 1, 2). Thus in Ranodon a dense perichordal layer of skeletogenous tissue is formed as a paired rudiment in each mesodermal segment. In the region of myocommata the rudiment is interrupted. The mesoblastic skeletogenous layer rapidly expanses (in the form of a ring) around the notochord. The cells lying directly on the elastic sheath of the notochord take an extremely flat form (fig. 3). Later they take part in the process of the ossification and partly become enclosed in the bone, but in the majority of cases they are situated on the surface of the osseous cylinder — the centrum of the vertebrae (fig. 13). The perichordal tissue is intimate connected with the bases of the cartilaginous arches and differentiates in connection with them, forming at first the protochondral layer (figs. 9, 10, 16), which is transformed later into the actual cartilage. The cells of the perichordal tissue extend across the long axis of the notochord, their nuclei becoming oval.

Perichordal cartilage is from the very beginning a single segmental unit (fig. 17) in which the zone of growth, differentiating in the middle, is represented by a younger cartilage. In the median part of the latter the cells extend more strongly and become spindle-shaped. Here the border between the adjacent vertebrae is marked. The articular cleft, however, develops only after the metamorphosis.

The bony centrum of the vertebrae develops very early and with a great rapidity just after the hatching of the larva. The first signs of the differentiation are to be found at the time of hatching, being expressed in the appearance of dense bunches of fibrils in the skeletogenous tissue at the base of the neural arches (figs. 4, 5). On the surface of the blastema, at the base of the arches, a membrane is distinguished being stained more intensively, transiting to the surface of the notochord and rapidly growing on its sheath in the dorsal and ventral directions (figs. 6, 7, 8). This membrane represents the first pri-

mordium of the osseous centrum of the vertebrae. It forms a continuum with the perichondral ossification of the neural arches and at first does not penetrate under the bases of these arches (figs. 15, 16, 20). The first phase of the formation of the osseous centrum is restricted only to the region of the myoseptum and is connected at least with the organizing effect of the neual arches (figs. 11, 12).

The further development of the osseous centrum of the vertebra goes on in the hind part of the antecedent and in the anterior part of the succeeding mesodermal segment on the surface of the perichordal cartilage (prochondrium) (figs. 17, 18, 19).

As no less than two thirds of the osseous centrum of the vertebrae develop in intimate connection with the perichordal cartilage as its perichondral ossification, the problem on the origin of this centrum in Urodela has to be solved in connection with the question of the origin of the perichordal cartilage. The mesoblastic skeletogenous tissue arises on the lateral wall of the notochord. The pairness of this primordium and its segmental arrangement show it to have originated from the arcual elements of the vertebrae. When comparing with the Reptiles, one may note general resemblance with their "primary vertebrae", on the surface of which an osseous centrum also develops in the form of a thin cylindre connected with the perichondral ossification of the bases of the neural arches.

One may suppose the perichordal cartilage in Urodela to have originated by means of the fusion of basiventralia and interventralia rudiments, the osseous centrum of the vertebrae to be the result of uniting the hypocentrum and pleurocentrum with the base of the neural arch (basidorsale) wedging between them. It is possible that it has arisen directly on the base of the embolomerous vertebrae through the early fusion of its elements.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXVI 1957 ВЫП. 11

О ПРИЧИНАХ РАЗЛИЧИЯ В РОСТЕ КАСПИЙСКИХ И ЧЕРНОМОРСКО-АЗОВСКИХ СЕЛЬДЕВЫХ

А. Н. СВЕТОВИДОВ

Зоологический институт Академии наук СССР (Ленинград)

Наиболее существенной особенностью пелагической фауны рыб Каспийского моря по сравнению с черноморской является то, что она в основном состоит из видов и форм двух родов сельдевых — Alosa и Clupeonella; в то же время пелагиаль Черного моря населена главным образом представителями других родов как сельдевых, так в большей мере и других семейств.

В Каспийском море в настоящее время насчитывается шесть видов рода Alosa (некоторые из них представлены здесь рядом форм, или подвидов: A. saposhnikovi, A. sphaerocephala, A. caspia—четыре подвида; A. curensis, A. brashnikovi — восемь подвидов; A. kessleri — два подвида) и три вида Clupeonella (C. grimmi, C. engrauliformis, C. delicatula caspia). Других пелагических рыб, кроме атерины (Atherina mochon pontica n. caspia), в Каспийском море в сущности нет. В недавнее время пелагическая фауна Каспийского моря обогатилась двумя видами кефалей (Mugil saliens, M. auratus), переселенными сюда из Черного моря.

В Черном и Азовском морях из шести свойственных Каспийскому морю видов рода Alosa встречаются близкие формы, или подвиды, лишь трех из упомянутых выше (A. caspia — три подвида, A. brashnikovi maeotica, A. kessleri pontica) и одного из трех каспийских видов Clupeonella (C. delicatula delicatula), причем все они населяют лишь прибрежные области Черного и Азовского морей. Тюлька (C. delicatula delicatula) встречается круглый год в Азовском море, в лиманах и прилегающих опресненных участках северо-западной части Черного моря, в озере Палиастоми. Что касается сельдей, то в летнее время они держатся в Азовском и в основном в опресненной северо-западной части Черного моря, откуда на зиму уходят в более южные части последнего; по имеющимся немногочисленным наблюдениям, они держатся здесь сравнительно в небольшом отдалении от берегов Кавказа, Крыма, Румынии, Болгарии, а некоторые единично — у берегов Турции. В открытых частях Черного моря они не встречаются. Последние населены большим количеством видов сельдевых, но других родов (Sprattus sprattus phalericus, Sardina pilchardus sardina, Sardinella aurita), в основном же представителями других семейств (Engraulis encrasicholus, Trachurus mediterraneus ponticus, молодь Mullus barbatus, Odontogadus merlangus euxinus, Scomber scombrus, S. japonicus, Sarda sarda и др.) (Ильин, 1933; Малятский, 1938; Водяницкий, 1939). В опресненные части Черного моря и в Азовское море все они, за некоторыми исключениями, не заходят.

В Каспийском море, где, как указывалось, других пелагических рыб, кроме сельдевых родов Alosa и Clupeonella, нет, эти виды широко расселены по всему морю не только в прибрежных областях, но и в открытых частях его. Некоторые виды населяют исключительно открытые части

моря, не встречаясь в прибрежных районах. К их числу относится, в частности, Clupeonella grimmi, держащаяся в открытой галистатической области южной и средней частей Каспийского моря и не заходящая в прибрежные районы. Открытым областям обеих частей Каспийского моря свойственна также C. engrauliformis, которая, однако, держится несколько ближе к берегам в зонах течений и заходит в северную часть моря. В открытом море встречается и C. delicatula caspia, которая не образует здесь значительных скоплений, а держится в массе в прибрежных, более мелководных районах. Кроме указанных видов, в открытых частях Каспийского моря распространен ряд видов и рода Alosa (см. рисунок; см. также Махмудбеков и Дорошков, 1956, рис. 5, 6, 8, 9). Подобного распределения сельдей в Черном море не наблюдается.



Схема распределения сельдей в Каспийском море в апреле

1 — малое количество сельди, *2* — среднее количество, *3* — большое количество, *4* — массовое количество, *5* — направление миграций сельдей (по Махмудбекову и Дорошкову, 1956)

В зимнее время все сельди, размножающиеся в северной части Каспийского моря и впадающих в него реках, отходят в среднюю и южную части моря. Протяженность сезонных миграций этих сельдей значительно больше, чем черноморско-азовских. Наиболее холодолюбивый из них — большеглазый пузанок (A. saposhnikovi) отходит в теплые зимы в среднюю часть Каспийского моря, в холодные — в южную. Долгинская сельдь (A. brashnikovi brashnikovi) мигрирует также в южную часть моря, причем в теплые зимы, по-видимому, держится и в средней части. Более теплолюбивые сельди, например, северокаспийский пузанок (A. caspia caspia), волжская сельдь (A. kessleri volgensis) и черноспинка (A. kessleri kessleri) уходят на зиму в южную часть моря, держась в теплые годы у западных берегов, в холодные — в наибольшем количестве у восточных. Кроме перечисленных сельдей, в северной части Каспийского моря размножаются A. sphaerocephala, A. caspia salina, A. brashnikovi agrachanica, а также C. delicatula caspia, причем с наступлением зимы они также уходят в среднюю и южную части моря. Однако несколько большее количество форм, или подвидов, каспийских сельдей размножается и держится круглый год в южной части моря и лишь немногие из них выходят к северу за пределы ее. К числу их относятся A. caspia knipowitschi, A. caspia persica, A. brashnikovi autumnalis, A. brashnikovi sarensis, A. brashnikovi orientalis, A. brashnikovi kisselewitschi, A. brashnikovi nirchi, A. brashnikovi grimmi и A. curensis.

Протяженность миграций черноморско-азовских сельдей, как уже указывалось, значительно меньше. Наиболее холодолюбивая из них —

A. brashnikovi maeotica в зимнее время отходит из Азовского в прилегающие части Черного моря и держится здесь между Керченским проливом и Новороссийском; южнее она встречается в меньшем количестве, у Батуми — единично, в западной части моря — у берегов Румынии; в то же время соответствующая этой форме каспийская A. brashnikovi brashnikovi уходит в южную часть Каспийского моря. Что касается остальных сельдей, то, как указывалось, в самой южной части Черного моря, у берегов Турции, насколько известно по имеющимся данным, встречаются единично лишь некоторые из них (Световидов, 1952, стр. 232, 234, 286). Тюлька (C. delicatula delicatula) совершает еще меньшие миграции, оставаясь круглый год в Азовском море и некоторых лиманах северо-западной части Черного моря (например, Кучурганском), проводя здесь зиму подо льдом.

Таким образом, Каспийскому морю, по сравнению с Черным и Азовским, свойственно не только большее количество видов и подвидов сельдевых родов Alosa и Clupeonella, но они здесь широко расселены по всему его пространству и совершают более протяженные миграции. Эти особенности обусловлены тем, что сельдевые в Каспийском море являются единственными пелагическими рыбами, что и дало им возможность заселить не только южную, но и открытые части его, между тем, как в Черном море они оттеснены средиземноморскими иммигрантами в опресненные, прибрежные и более холодные части. Это обусловило и большее видовое богатство и большее число подвидов преимущественно у морских видов каспийских сельдей. Кроме того, каспийские формы общих обоим морям видов имеют значительно бо́льшую степень отличий, чем черноморско-азовские. Следует отметить, что формы общих обоим морям видов имеют здесь и более морской характер (подробнее об этих особенностях см. Световидов, 1943, 1952). Характерно, что в Черном и Азовском морях отсутствуют виды, живущие и размножающиеся в море (A. saposhnikovi, A. sphaerocephala, A. curensis, C. engrauliformis, C. grimmi), точно так же как наибольшим числом подвидов представлен в Каспийском море морской вид (A. brashnikovi). Большинство из них локализовано в южной (A. curensis, A. brashnikovi — шесть подвидов) или в открытых частях Каспийского моря (C. grimmi, C. engrauliformis), которые в Черном море населены видами средиземноморского происхождения, между тем как в Каспийском море в некоторые сезоны года здесь встречаются формы видов, общих и для обоих морей.

Южной части Каспийского моря, как указывалось, свойственны также два подвида полупроходной сельди (A. caspia knipowitshi и A. caspia persica), размножающиеся здесь в заливах и отчасти — в устьях рек. Более южной части Черного моря свойственен лишь один подвид A. caspia (A. caspia palaeostomi), размножающийся в оз. Палиастоми, а в море держащийся в основном вдоль берегов Кавказа. Однако A. caspia из Черного моря проник и далее к югу, за пределы его — в бассейн Мраморного моря, где описан близкий к A. caspia palaeostomi подвид (A. caspia etemi Battalgil, 1941), размножающийся в оз. Маньяс. Кроме того, по сообщению С. Стоянова, в бассейне Эгейского моря в устье р. Марица размножается, судя по всему, также особый подвид A. caspia. В южной части Каспийского моря нет особых подвидов проходной сельди (A. kessleri), что обусловлено отсутствием благоприятных условий для их размножения во впадающих в эту часть моря реках (подробнее см. Световидов, 1952, стр. 76). В южной части Черного моря также нет свойственных ей подвидов A. kessleri, хотя условия для размножения этой сельди во впадающих сюда реках Болгарии имеются. Место A. kessleri здесь занято биологически сходной средиземноморско-атлантической проходной сельдью, представленной особым подвидом (A. alosa bulgarica), размножающейся в реках к югу от Бургаса. В Средиземном море и Атлантическом океане, где пелагических рыб значительно больше, чем в Черном море, нет ни морских, ни солоноватоводных полупроходных видов Alosa.

Наоборот, встречаемые здесь проходные виды образовали в ряде озер пресноводные формы (подробнее см. Световидов, 1952, стр. 65, 308, 313).

Помимо большего числа преимущественно морских видов и подвидов, большей степени их различий, более морского характера, более широкого распространения по всему морю, большей протяженности миграций, каспийские сельдевые по сравнению с черноморско-азовскими формами тех же видов отличаются также значительно более крупными размерами. Эта их особенность обусловлена теми же отличными от черноморско-азовских сельдевых условиями существования, что и рассмотренные выше: в Каспийском море они являются единственными пелагическими рыбами и, вследствие отсутствия конкуренции со стороны других видов, достигли здесь не только пышного расцвета, но и приобрели ряд упомянутых особенностей, в том числе более быстрый рост и более крупные размеры. Все эти особенности сельдевые могли приобрести в Каспийском море еще и потому, что они живут здесь при более разнообразных условиях внешней среды, что, в частности, способствовало образованию особых форм в южной части. В Черном же море сельдевые, будучи оттеснены в опресненные, прибрежные и более холодные части его и в Азовское море рядом других пелагических средиземноморских вселенцев, находятся в менее благоприятных и менее разнообразных условиях существования.

Высказанные автором взгляды на причины более пышного расцвета каспийских сельдевых по сравнению с черноморско-азовскими разделяются рядом авторов [1], в том числе и Ю. Г. Алеевым (1956), который также считает, что большее видовое богатство и большее количество подвидов первых по сравнению с последними обусловлено различиями межвидовых конкурентных отношений сельдевых в Каспийском и Черном морях, т. е. биотическими факторами. Что касается бóльших размеров сельдевых Каспийского моря, чем Черного и Азовского морей, то, по мнению Ю. Г. Алеева (1956, стр. 81), «это явление зависит от особенностей современного термического режима этих морей, т. е. представляет собой фактор абиотический».

Географическое положение Черного моря, вытянутого в направлении с запада на восток, и Каспийского, расположенного большей осью меридионально, таково, что в силу этого, а также других, упоминаемых Ю. Г. Алеевым причин, температурный режим в нем менее благоприятен, чем в Каспийском море в целом. Однако следует все же отметить, что, вопреки утверждению Ю. Г. Алеева (1956, стр. 83), Черное море лежит не севернее Каспийского. Южнее Черного моря расположена лишь южная часть Каспийского моря, что же касается средней и северной, то первая лежит на одних широтах с Черным, а вторая — с северо-западной частью его и с Азовским морем. Ю. Г. Алеев (1956, стр. 83) считает, что «Черное море (не говоря уже об Азовском) зимой холоднее южной части Каспийского», а «в теплые месяцы... никогда не нагревается до такой степени». Это, безусловно, правильно, но нельзя сравнивать Черное море лишь с южной частью Каспийского. Не следует забывать, что, кроме южной части последнего, есть средняя и северная части его, а Черное море на севере связано с Азовским и на юге — с Мраморным и Эгейским морями. Все эти моря не изолированы от Черного, между ними существует водообмен, и они играют важную роль в биологии многих пелагических рыб, одни из которых уходят из него летом в Азовское, другие на зиму — в Мраморное и Эгейское моря.

В самое жаркое время (июль — август) температура поверхностных слоев воды Черного и средней части Каспийского морей почти не отли-

[1] Однако А. А. Махмудбеков и П. К. Дорошков (1956, стр. 12), излагая взгляды автора, приписывают ему мнение, которого он не высказывал: «первоначально в Каспий вселилось много видов, которые, живя при сравнительно сходных условиях в замкнутом водоеме, постепенно стали сглаживать свои видовые признаки и приобретать сходные черты организации». Насколько известно, таких взглядов не высказывал и Л. С. Берг.

чается: в первом, по указанию Ю. Г. Алеева (1956, стр. 84), 23—24°, во втором — выше 24°, а точнее 24—25° [2]. Что касается Азовского моря, то здесь в это время поверхностная температура воды даже выше (25°), чем в северной части Каспийского (24° и лишь в восточном районе на небольшой акватории 25°). В Мраморном и Эгейском морях поверхностная температура воды в августе такая же, как и в Черном море, в южной части Каспийского — выше (в основном до 27°). Зимой (в феврале) поверхностная температура воды в Черном море выше (5—8°), чем в средней части Каспийского (1—6°). В Азовском и северо-западной части Черного моря температура воды в это время в разных частях держится от 1—2 до 3—4°, понижаясь временами, как отмечает Ю. Г. Алеев (1956, стр. 84), до 0,2—0,3°, в северной части Каспийского моря, судя по имеющимся немногочисленным наблюдениям (Книпович, 1921, стр. 156, 212, 216), несколько ниже (в январе около 1°, в феврале около 1,9°) [3]. Что касается южной части Каспийского, Мраморного и Эгейского морей, то поверхностная температура первого ниже (6—10°), чем последнего (выше 11°). Не останавливаясь более детально на сравнении поверхностных температур воды Азовского, Черного, Мраморного и Эгейского морей и соответствующих им частей Каспийского, отметим, что весной (в мае) они примерно равны, а осенью (в ноябре) в Черном море, в северо-западной части его и в Азовском море температура несколько выше, чем в средней и северной частях Каспийского, в южной же части — такая, как в Мраморном и Эгейском морях.

Таким образом, если произвести сравнение температурных режимов частей Каспийского моря с соответствующими им по меридиональному положению морями, то вывод относительно Черного моря не так безнадежен, как считает Ю. Г. Алеев. Правда, мы сравниваем температуры поверхностных слоев воды, а сельди временами держатся и на некоторой глубине, но тем не менее это сравнение дает представление о термическом режиме рассматриваемых морей и свидетельствует о том, что в Черном море он не хуже, чем в соответствующей ему средней части Каспийского, а зимой и осенью — даже лучше. И тем не менее черноморско-азовские сельдевые проводят зиму при более низких температурах воды, чем каспийские, и это является наиболее существенным.

Безусловно, термические условия имеют большое влияние на рост и размеры рыб, в частности, и черноморско-азовских сельдевых обоих рассматриваемых родов, живущих при более низких температурах воды (особенно, как указывалось, в зимнее время), чем каспийские. Ю. Г. Алеев, констатируя нахождение черноморско-азовских сельдевых при более низких температурах, не задается вопросом, почему они не уходят южнее в Черном море и далее — в Мраморное и Эгейское моря. Ю. Г. Алеев оставляет без внимания также причины более широкого распространения каспийских сельдевых по всему морю и их более протяженных, чем у черноморско-азовских, миграций и не высказывает своего отношения к этим особенностям, хотя они оказывают сильнейшее влияние на их рост и бо́льшие размеры. В связи с этим, естественно, возникает вопрос, по каким причинам, например, C. delicatula delicatula в Азовском море проводит всю жизнь, оставаясь в нем и на зиму под ледовым покровом, в то время как в Каспийском море C. delicatula caspia покидает северную его часть, имеющую в зимнее время почти такой же температурный режим, что и Азовское море? Конечно, C. delicatula delicatula проводит зиму при более низкой температуре воды, но что препятствует ей уйти из Азовского моря

---

[2] Согласно данным того же источника, которым для Каспийского моря пользовался и Ю. Г. Алеев (Морской атлас, изд. Гл. штаба ВМС Мин-ва обороны СССР, II, 1953). Следует отметить, что значительная акватория в восточной части Черного моря имеет в это время температуру 25°.

[3] По другим имеющимся у автора данным, температура воды северной части Каспийского моря в феврале ниже — от 0 до —0,3° (1941, 1948—1952).

в Черное, где она нашла бы более благоприятные условия, имела бы более длительный вегетационный период и, как следствие, лучший рост и более крупные размеры? C. delicatula caspia тоже иногда остается на зиму в ильменях дельты Волги, принимая облик особой формы и достигая таких же размеров, как и азовская тюлька, однако она остается здесь, не имея физической возможности уйти, будучи замкнутой. Равным образом и чархальская селедочка (C. delicatula caspia m. tscharchalensis), постоянно живущая в озере того же названия, которое в зимнее время покрывается льдом, растет значительно медленнее, чем C. delicatula caspia, отставая в росте и от C. delicatula delicatula (Серов, 1956, стр. 282). Подобный же вопрос возникает и относительно A. brashnikovi maeotica, которая проводит зиму в самой северной части Черного моря перед самым входом в Керченский пролив, не уходя на юг к Босфору и, как соответствующая ей биологически A. brashnikovi brashnikovi, не распространяется широко в открытой части моря, а держится лишь у берегов. То же самое можно сказать и о других черноморско-азовских сельдях, которые в зимнее время могли бы уйти не только в самые теплые и южные части Черного моря, но и за пределы его — в Мраморное и Эгейское моря, где температурные условия значительно лучше, чем в южной части Каспийского моря и куда в это время уходит ряд рыб средиземноморского происхождения. Очевидно, все это обусловлено фактором, о котором сказано выше, — тем, что открытые более южные и теплые части Черного моря, а также прилегающие к нему более теплые моря, заняты пелагическими рыбами средиземноморского происхождения (хамсой, шпротом, ставридой и др.), которых в Каспийском море нет. Под влиянием этого фактора, а не вследствие лишь «особенностей термического режима обоих морей» (Алеев, 1956, стр. 83), черноморско-азовские сельдевые находятся в худших температурных условиях (возможно, и не только температурных), имея более медленный рост и меньшие размеры, чем каспийские.

Абиотические факторы и, в частности, температурный, несомненно, оказывают большое влияние на рост и размеры рыб. Однако этот фактор не единственный, влияние его на рост и размеры черноморско-азовских и каспийских сельдевых родов Alosa и Clupeonella не является главным и основным, а лишь следствием более важных биотических факторов. В некоторых случаях температурный фактор может и не оказывать влияния на рост и размеры рыб. В качестве примера можно привести подвиды A. caspia, обитающие в бассейнах Мраморного и Эгейского морей. Эти подвиды, живущие при более высоких температурах, согласно точке зрения Ю. Г. Алеева, должны быть крупнее черноморско-азовских подвидов A. caspia, однако они ничем не отличаются от последних. Наибольшие размеры A. caspia tanaica — до 20 *см*, чаще всего встречаются особи длиной 14—16 *см*; A. caspia nordmanni — до 18, наичаще — около 15 *см*; A. caspia palaeostomi — до 19, наичаще — 12—15 *см* (Световидов, 1952); A. caspia etemi — 11,5—15 *см* (F. Battalgil, 1941, стр. 172); формы из Эгейского моря, по любезному сообщению С. Стоянова, — до 19,3, чаще — 12—14 *см*. К сожалению, данные о росте этих форм отсутствуют. Совершенно очевидно, что одинаковые размеры черноморско-азовских и более южных подвидов A. caspia обусловлены не температурными условиями, которые в Мраморном и Эгейском морях, как указывалось, значительно лучше, чем в Черном и Азовском, а факторами биотическими — межвидовыми отношениями. В Мраморном и Эгейском морях пелагических рыб значительно больше, чем в Черном и Азовском, особенно в зимнее время, когда сюда приходит ряд рыб из Черного моря. Кроме того, здесь имеются виды, отсутствующие в Черном и Азовском морях. Поэтому оба подвида A. caspia, свойственные этим морям, несомненно, имеют сравнительно узкий ареал [4], будучи оттеснены другими пелагическими и в боль-

[4] Следует отметить, что остается неизвестным, живет ли A. caspia etemi в оз. Маньяс круглый год, что мало вероятно, или только размножается в нем.

шой мере морскими рыбами в прибрежные области, возможно даже в предустьевые пространства рек, в которых они размножаются.

Ю. Г. Алеев (1956, стр. 78) считает резко выраженную континентальность термического режима Черного моря фактором, отрицательно действующим на рост всех вселившихся из Средиземного моря рыб, а непосредственной причиной замедления роста теплолюбивых — значительное ослабление интенсивности или полное прекращение питания зимой, связанное с понижением температуры воды. К числу таких рыб он относит и ставриду (Trachurus mediterraneus), которая, по его исследованиям, в Черном море распадается на несколько стад, свойственных этому морю. Кроме того, в Черном море имеется стадо, называемое им средиземноморским (Алеев, 1952, стр. 16), мраморноморским (Алеев, 1956, стр. 78), а позднее — южным (Алеев, 1956а, стр. 179; 1957, стр. 208) и отличающееся от черноморских более крупными размерами и быстрым ростом. Эта крупная ставрида, как ее обычно называют, в отличие от более мелких по размерам черноморских стад, по мнению Ю. Г. Алеева (1952, стр. 18), тождественная со средиземноморской и являющаяся новым выходцем из Средиземного моря, зимует, как он считает (Алеев, 1956, стр. 91, 92), преимущественно в Мраморном море, но нельзя не отметить, что в 1951 г. она осталась в зимнее время у берегов Крыма (Алеев, 1952, стр. 20). Однако, по наблюдениям у берегов Турции, крупная ставрида с тех пор, как она обнаружена в Черном море в большом количестве, не покидает его и не уходит на зиму в Мраморное море. В Босфоре и Дарданеллах единичные крупные экземпляры встречались лишь в 1954 и 1955 гг. (W. Nümann, 1956, стр. 35).

Совершенно очевидно, что различия в размерах и росте стад крупной и мелкой ставрид обусловлены не температурой, так как условия их обитания в Черном море в этом отношении существенно не различаются. При этом следует отметить, что какая-то часть крупной ставриды зимует, возможно, как это имело место в 1951 г., у южных берегов Крыма, где в это время держится одно из стад и мелкой, а основная часть другого стада (юго-западного) мелкой ставриды проводит зиму даже в Мраморном море [5] (W. Nümann, 1956, стр. 33). Очевидно также, что различия в размерах и росте рыб этих стад, судя по всему, зависят в основном от разного состава их пищи, так как мелкая ставрида питается главным образом ракообразными, а крупная — рыбой (Алеев, 1957, стр. 217). Крупная ставрида в этом отношении подобна гигантскому стрёмлингу, который, судя по всему, представляет особую форму салаки с хищным характером питания и более быстрым ростом (Световидов, 1952, стр. 142). Следует обратить внимание на то, что различия в росте ставриды юго-западного и северного (крымского) стад, обусловленные температурными условиями, сравнительно невелики, между тем как крупная ставрида растет значительно быстрее всех мелких (Алеев, 1952, стр. 17, рис. 5).

Характер пищи, безусловно, оказывает немаловажное влияние на рост рыб. Например, белый байкальский хариус (Thymallus arcticus baicalensis n. brevipinnis), питающийся главным образом рыбой, растет значительно быстрее черного байкальского хариуса (T. arcticus baicalensis), основу питания которого составляют беспозвоночные; при этом первый созревает на год раньше последнего (Световидов, 1931). Обе формы хариуса, хотя и живут в разных экологических условиях (одна на каменистых грунтах у берега, другая на песчаных поглубже), но часто встречаются в непосредственной близости друг к другу, поэтому вряд ли имеются существенные различия в температурных условиях их обитания; при этом последние не могут иметь какого-либо значения, так как байкальский хариус питается и зимой, когда его ловят на бармаша. Несомненно, пищевой фактор имеет гораздо бóльшее значение, чем считает Ю. Г. Алеев

[5] Ю. Г. Алеев (1957, стр. 209), в согласии с Нюманом (W. Nümann, 1956, стр. 33), считает, что часть ставриды этого стада остается в Мраморном море и летом.

(1956, стр. 87), и можно полагать, что указываемый им в табл. 3 более быстрый рост кефали (Mugil auratus) в озерах Туниса, солоноватых водах и лагунах Италии и в черноморских лиманах по сравнению с прилегающими морями обусловлен лучшими кормовыми возможностями, а не температурой. Ю. Г. Алеев не исключает возможности влияния на быстрый рост кефалей в Каспийском море обильного развития перифитона, составляющего основную пищу кефалей, но сразу же делает оговорку, что основным фактором все же является температурный, определяющий у рыб общий уровень обмена и тем самым регулирующий интенсивность питания и скорость роста. Тем не менее практика прудового рыбного хозяйства свидетельствует, что скорость роста рыб в большой мере зависит и от обеспеченности кормом. К сожалению, в естественных водоемах и особенно в морских эта сторона вопроса изучена мало. Однако в связи с этим нельзя не вспомнить, что размеры и рост рыб могут быть обусловлены и интенсивностью промысла.

Вряд ли следует приводить достаточно широко известные примеры уменьшения размеров рыб под влиянием возросшей интенсивности промысла и наблюдаемое в ряде случаев увеличение скорости роста вследствие уменьшения численности.

Следует отметить, что из числа абиотических факторов, помимо температуры, в ряде случаев существенное влияние на рост рыб может оказывать, например, соленость. В частности, размеры каспийской иглы-рыбы (Syngnathus nigrolineatus caspius) в существовавших до понижения уровня Каспийского моря сильно осолоненных заливах Мертвый Култук и Кайдак по мере повышения солености от входа в первый до конца последнего (от обычной для северной части моря до $60^0/_{00}$) значительно уменьшаются (от 89 *мм* у самцов и 81 *мм* у самок до 62 *мм*) (Световидов, 1937).

В Каспийском море, кроме сельдевых и кефалей, бо́льшие размеры имеет также встречаемая и в Черном море пелагическая средиземноморского происхождения рыба — атерина (Atherina mochon pontica n. caspia), что отмечал и Ю. Г. Алеев (1956, стр. 86). Что касается общих обоим морям оседлых рыб, не совершающих миграций и не уходящих на зиму в южную часть Каспийского моря, то они, по указанию Ю. Г. Алеева (1956, стр. 81), не бывают, как правило, крупнее близких черноморских форм, а зачастую оказываются даже мельче их. Об этом Ю. Г. Алеев упоминает в самой общей форме, не приводя фактических материалов, а лишь ссылаясь на Л. С. Берга (1949, стр. 982—1123). Однако этот вопрос был рассмотрен автором (Световидов, 1948) в статье, оставшейся Ю. Г. Алееву неизвестной. В этой статье указаны размеры общих обоим морям видов (атерина, игла-рыба, ряд видов семейства Gobiidae). Как видно из приводимой таблицы, взятой из упомянутой статьи автора, каспийские Gobiidae

Азовское море	Наибольшие размеры в *мм*	Каспийское море	Наибольшие размеры в *мм*
Pamotoschistus caucasicus	39	P. caucasicus	40
Knipowitschia longicaudata	45	K. longicaudata	50
Neogobius ratan	180	N. ratan goebeli	160
N. melanostomus	235	N. melanostomus affinis	196
N. fluviatilis	195	N. fluviatilis pallasi	160
Proterorhinus marmoratus	115	P. marmoratus	70
Caspiosoma caspium	50	C. caspium	40
Benthophilus stellatus	135	B. stellatus leobergius	85
B. ctenolepidus magistri	83	B. ctenolepidus	85

в отличие от пелагических рыб, наоборот, значительно мельче азовских. Лишь некоторые из них имеют почти равные размеры (B. caucasicus, B. ctenolepidus) или каспийские незначительно крупнее (K. longicaudata). Несколько крупнее по сравнению с черноморской и каспийская игла-рыба.

Многообразные причины, обусловившие эти особенности роста оседлых рыб, в частности, Gobiidae Азовского моря и Каспийского, могут быть как абиотические, так и биотические. Возможно, что среди них температурный фактор имеет существенное значение: ведь эти рыбы оседлые, подобно азовским, каспийские Gobiidae в отличие от сельдевых остаются зимой в северной части моря при сходных, а может быть, и худших температурных условиях.

В цитированной статье автор отмечает, кроме того, также более крупные размеры тихоокеанской сельди (Clupea harengus pallasi), трески (Gadus morhua macrocephalus) и наваги (Eleginus gracilis) по сравнению с наиболее близко родственными им формами из морей, прилегающих к северной части Атлантического океана (C. harengus pallasi n. maris-albi и C. harengus pallasi n. suworowi, C. morhua ogac и E. navaga), причем первые имеют и более быстрый рост, чем последние (Световидов, 1952, стр. 156, 162, 166; 1948а, стр. 178, 181, 195, 198). Несомненно, что и в этом случае непосредственное влияние на более быстрый рост тихоокеанских форм в числе других оказывают и температурные условия, так как C. harengus pallasi, G. morhua macrocephalus и E. gracilis имеют более южное распространение — к югу от полярного круга (от Берингова пролива до Японского и единично до Желтого морей; см. Световидов, 1952, рис. 14; 1948а, рис. 26, 33), чем C. harengus pallasi n. maris-albi, C. harengus pallasi n. suworowi, G. morhua ogac и E. navaga, встречающиеся в значительной мере к северу от него — в более холодных арктических морях (Белое, Карское, Гудзонов залив и Гудзонов пролив). Об этом свидетельствует также более быстрый рост атлантической сельди (C. harengus harengus) и трески (G. morhua morhua), встречающихся в Атлантическом океане приблизительно в тех же широтах, что и их тихоокеанские формы (Световидов, 1948а, стр. 167, 170; 1952, стр. 139). Однако первопричиной, обусловившей различия в росте и размерах рассматриваемых рыб, следует считать факторы, под влиянием которых сложились их ареалы и эколого-географические особенности, вследствие чего каждый подвид оказался в отличных условиях существования, в том числе и в температурных, которые, в свою очередь, непосредственно определяют их размеры, рост, а также другие биологические свойства.

Современное распространение сельди, трески, наваги и форм двух первых сложилось под влиянием причин исторических и отчасти межвидовых отношений с другими рыбами. Вследствие особенностей происхождения, сельдевые и тресковые в северных частях Тихого океана представлены всего лишь несколькими видами и притом из числа холодолюбивых. В период трансгрессии в области Берингова пролива температурные условия здесь были таковы, что в северную часть Тихого океана смогли проникнуть лишь наиболее холодолюбивые формы сельди и трески, близкие к распространенным в настоящее время в арктических морях (C. harengus pallasi n. maris-albis, C. harengus pallasi n. suworowi, G. morhua ogac), и навага, для более же теплолюбивых атлантической сельди (C. harengus harengus) и трески (G. morhua morhua) температура была слишком низка (подробнее см. Световидов, 1952, стр. 51 и след.).

Холодолюбивые, арктические по происхождению беломорская (C. harengus pallasi n. maris-albi) и чёшско-печорская сельдь (C. harengus pallasi n. suworowi), гренландская треска (G. morhua ogac) и навага (E. navaga) не имеют возможности распространиться южнее — в северную часть Атлантического океана вследствие того, что она населена, хотя и более теплолюбивыми, но сходными биологически атлантической сельдью (C. harengus harengus) и треской (G. morhua morhua), и северная граница распространения последних служит подвижным барьером, препятствующим проникновению сюда первых. Что касается наваги, держащейся в основном у берегов, то продвижение ее в северную часть Атлантического океана, судя по всему, ограничивается тем, что нерест ее, насколько извест-

но, происходит при отрицательной температуре, и поэтому она не может найти здесь соответствующих условий для размножения. Кроме того, в прибрежных областях здесь, в частности у берегов Мурмана, в массе встречается молодь ряда тресковых рыб — трески, сайды, пикши.

В умеренных частях Тихого океана тихоокеанская сельдь является единственным представителем семейства[6], а из тресковых, кроме тихоокеанской трески и наваги, здесь встречаются Microgadus proximus, Theragra chalcogramma и Merluccius productus. Два последних вида биологически отличны от трески и наваги. Что касается M. proximus, то этот вид биологически сходен с E. gracilis и распространен в основном вдоль берегов Северной Америки, между тем как последний — вдоль берегов Азии. Таким образом, тихоокеанская сельдь, треска и навага в северной части Тихого океана не встретили биологически сходных форм и, несмотря на общность происхождения с близкими холодолюбивыми беломорской и чёшско-печорской сельдью, гренландской треской и навагой, смогли распространиться здесь южнее, в тех же широтах, что и атлантическая сельдь и треска. Следовательно, современный ареал холодолюбивых форм сельди, трески и наваги в северной части Тихого океана и в арктических морях, прилегающих к северной части Атлантического океана, сложился под влиянием причин исторических и межвидовых отношений, в результате чего они находятся в разных температурных условиях, непосредственно влияющих на их рост и размеры.

Выводы относительно причин различий в росте каспийских и черноморско-азовских сельдевых, можно полагать, достаточно ясны, так как они в основном уже изложены выше. В заключение их следует лишь кратко обобщить.

Температурные условия, несомненно, оказывают влияние на рост и размеры рыб, однако не меньшее, а иногда даже большее значение имеют факторы биотические. В зависимости от последних факторов, как мы видели, формы, относящиеся к одному и тому же виду, могут при сходных температурных условиях иметь разный рост и разные размеры, точно так же как и при разных температурных условиях не отличаться ни по росту, ни по размерам. Температурные условия оказывают непосредственное влияние на более медленный рост и меньшие размеры черноморско-азовских сельдевых по сравнению с каспийскими. Однако, как видно из приведенных примеров, основным фактором, под воздействием которого они поставлены в эти условия, являются различия в межвидовых отношениях с другими рыбами в Черном и Каспийском морях, т. е. факторы биотические. Под влиянием этих, а не географических в широком смысле факторов, черноморско-азовские сельдевые оказываются в менее благоприятных для их роста условиях, чем каспийские. Температурный режим частей Каспийского моря, с одной стороны, и соответствующих им по географическому положению и значению в биологии населяющих их рыб Черного и прилегающих к нему с севера и юга морей, с другой, не дает особых преимуществ в этом отношении для каспийских сельдевых по сравнению с черноморско-азовскими. Скорее наоборот — в Черное море летом заходят из Мраморного и Эгейского морей такие рыбы, которые вряд ли нашли бы в зимнее время подходящие температурные условия в южной части Каспийского. Именно отсутствие в Каспийском море других пелагических рыб и дало сельдевым возможность широко расселиться по всему морю, благодаря чему они отличаются здесь рядом биологических особенностей, в том числе и более быстрым ростом, свойственных в меньшей мере черноморско-азовским рыбам.

Факторы, определяющие рост рыб, многообразны. Они могут быть как абиотическими, так и биотическими, причем и те и другие не единичны.

---

[6] Встречаемая южнее дальневосточная сардина (Sardinops sagax melanosticta) — рыба субтропическая, другого происхождения и проникла в северную часть Тихого океана не через Берингов пролив.

Поэтому нельзя считать обоснованным установление только на рассматриваемых Ю. Г. Алеевым примерах закономерностей роста рыб с далеко идущими выводами и обобщениями и на основе лишь температурного фактора. К числу их относится, в частности, утверждение (Алеев, 1956, стр. 91), что рост является фактором, определяющим положение северной и южной границ ареала вида. Это обобщение основывается на конкретных примерах всего лишь двух рыб — черноморского шпрота и стад мелкой (называемой здесь Ю. Г. Алеевым жило́й) и крупной (называемой им мраморноморской) ставриды. Последний пример нельзя назвать удачным, если вспомнить, что крупная ставрида не уходит на зиму в Мраморное море, а уходит туда, наоборот, одно из стад мелкой ставриды, о чем сказано выше. Кроме того, можно привести ряд примеров, касающихся как рыб, так и беспозвоночных животных, противоречащих утверждению Ю. Г. Алеева о том, что в северном полушарии, у северной границы ареала вида рост происходит замедленно. Это положение заслуживает специального критического разбора, который, однако, не входит в более узкую задачу данной статьи. Поэтому ограничимся лишь общим замечанием, что причина здесь рассматривается как следствие, а следствие принимается за причину. Границы ареала вида обусловливаются присущей виду зоной физиологической адаптации, т. е. способностью к нормальному обмену в определенном диапазоне условий внешней среды, а конкретные условия внешней среды в различных частях ареала определяют скорость роста, возраст половой зрелости, длительность жизни и размеры тела.

Литература

Алеев Ю. Г., 1952. Ставрида Черного моря, Крымиздат. — 1956. О некоторых закономерностях роста рыб, Вопр. ихтиол., 6.—1956а. О систематическом положении ставриды Черного моря, Вопр. ихтиол., 7.—1957. Ставриды (Trachurus) морей СССР, Тр. Севастоп. биол. ст., IX.

Берг Л. С., 1949. Рыбы пресных вод СССР, ч. 3.

Водяницкий В. А., 1939. К изучению биологии пелагической области Черного моря, Природа, 4.

Ильин Б. С., 1933. Галистатический биоценоз Черного моря, Природа, 7.

Книпович Н. М., 1921. Гидрологические исследования в Каспийском море в 1914—1915 гг., Тр. Каспийск. экспед. 1914—1915 гг.

Малятский С. М., 1938. Ихтиологические исследования в открытых частях Черного моря, Природа, 5.

Махмудбеков А. А. и Дорошков П. К., 1956. Сельди Каспия, Азербайджанск. отд. Каспийск. фил. Всесоюзн. н.-иссл. ин-та морск. рыбн. хоз-ва и океаногр.

Световидов А. Н., 1931. Материалы по систематике и биологии хариусов озера Байкала, Тр. Байкальск. лимнол. ст., I. — 1931. Рыбы заливов Каспийского моря Мертвый Култук и Кайдак, Тр. по комплексн. изуч. Каспийск. моря, I, 1.—1941 О происхождении Clupeonella abrau в связи с условиями развития фауны сельдевых в Каспийском и Черноморско-азовском бассейнах, Докл Акад. наук СССР, XXXI, 8.—1943. О каспийских и черноморских сельдевых из рода Caspiolosa и Clupeonella и об условиях их формообразования, Зоол. журн., т. XXII, вып. 4. — 1948. О некоторых сходных особенностях фауны рыб Каспийского и Черного морей и северных частей Тихого и Атлантического океанов, Докл. Акад. наук СССР, XXII, 5.—1948а. Трескообразные, Фауна СССР, Рыбы, IX, 4. —1952. Сельдевые Фауна СССР, Рыбы, II, 1.

Серов Н. П., 1956. Рыбы озера Челкар, Сб. работ по ихтиол. и гидробиол., 1, Изд-во АН Казахск. ССР.

Battalgil Fahire, 1941. Les poissons des eaux douces de la Turquie, Rev. Fac. Sci. Univ. Istanbul, VI, Serie B.

Nümann W., 1956. Biologische Untersuchungen über die Stöcker des Bosporus, des Schwarzen Meeres und der Marmara (Trachurus mediterraneus Stdr. und Trachurus trachurus L.). Istanb. Univ. Fen Fakült. Hidrobiol. Araştırma Enstit., Yayinlarindan serie B, vol. IV, 1.

ON THE CAUSES OF DIFFERENCE IN THE RATE OF GROWTH OF THE CLUPEOIDS OF THE CASPIAN AND THE BLACK AND AZOV SEAS

A. N. SVETOVIDOV

Zoological Institute of the Academy of Sciences of the USSR (Leningrad)

Summary

The pelagic fish fauna of the Caspian Sea is represented mainly by a large number of species and subspecies of the genera Alosa and Clupeonella. There are only a few subspecies of some Caspian species of both genera and a number of pelagic fishes of the Mediterranean origin of other Clupeoid genera as well as mainly of other families in the Black and Azov Seas. The Caspian species and subspecies of both genera are widely distributed throughout the whole sea, even in its open parts (fig. 1). The distribution of the nearly allied subspecies of Alosa and Clupeonella in the Black Sea is restricted only to the coastal regions and to the Azov Sea. The migrations of the Caspian species and subspecies of both genera are more distant than those of the Black and Azov Seas. The Caspian species and subspecies are larger than the subspecies of the Black and Azov Seas. (For details see pp. 1736—1737 of the Russian text). These facts and especially the latter one are due to the peculiar conditions of life of the Caspian Clupeoid fishes and are dependent on the biotic interrelations. (For details see pp. 1740—1743 of the Russian text). The author disagrees in this point with Aleev (1956) who is of opinion that the difference in the length and rate of growth of the Caspian Clupeoids with those of the Black and Azov Seas depends on the more favourable temperature conditions in the Caspian Sea. (For details see p. 1743 of the Russian text).

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXVI 1957 ВЫП. 11

НОВЫЙ ДЛЯ ФАУНЫ СССР ВИД РЫБ СЕМЕЙСТВА ТРЕСКОВЫХ ARCTOGADUS GLACIALIS (PETERS) С ДРЕЙФУЮЩЕЙ СТАНЦИИ «СЕВЕРНЫЙ ПОЛЮС-6»

А. П. АНДРИЯШЕВ

Зоологический институт Академии наук СССР (Ленинград)

В феврале 1956 г. на дрейфующей станции Главсевморпути «Северный полюс-6», находившейся в 250 милях на NNW от о. Врангеля, в гидрологической лунке было обнаружено 11 тресковых рыб, заметно отличавшихся от хорошо известной зимовщикам сайки. Восемь экземпляров были зафиксированы и переданы в Зоологический институт АН СССР [1]. Несмотря на неудовлетворительную сохранность большинства полученных экземпляров, удалось установить, что они относятся к мало изученному гренландскому виду Arctogadus glacialis (Peters, 1874), недавно вторично описанному Иенсеном (Ad. S. Jensen, 1948) как Phocaegadus megalops, gen. n., sp. n.

Таким образом, эта интересная находка прибавляет к фауне рыб наших северных морей еще один вид тресковых и подтверждает высказанное нами ранее предположение (Андрияшев, 1954, стр. 187—190) о самостоятельности вида A. glacialis и его тождестве с P. megalops (Jensen). Ниже даем описание наших экземпляров A. glacialis с замечаниями о других видах рода.

Arctogadus glacialis (Peters)

Gadus glacialis Peters, 1874 : 172 (о. Сабине у северо-восточных берегов Гренландии). Phocaegadus megalops Jensen, 1948 : 141, pl. II (Восточная и Северо-западная Гренландия).

D 11, 21, 23, *A* 21, 22, *P* 19 (1 экз.), позвонков у 2 экз. 59—60 (20—21+39), *sp. br.* 27—32 (7 экз.)[2].

Верхний профиль головы почти прямой. Рот косой, полуверхний, нижняя челюсть заметно выдается вперед. Подбородочный усик отсутствует (лишь у одного экземпляра удалось разглядеть крохотный треугольный кожаный лоскуток, расположенный позади от того места где обычно у тресковых развит усик). Глаза большие, равны или слегка превышают длину рыла, их диаметр у экземпляров длиной (абс.) 20—25 *см* в 3,2—3,4 раза меньше длины головы, измеренной от переднего края нижней челюсти до заднего края operculum. Межглазничное пространство у́же, чем у A. borisovi, его ширина (костная) в 2,0—2,5 раза меньше диаметра глаза (у A. borisovi длиной 184 *мм* — в 1,4 раза). Верхняя челюсть короче, ее задний край не достигает вертикали переднего края зрачка. Зубы более мелкие и часто сидящие, чем у A. borisovi; на верхней челюсти расположены в 2 сближенных рядах (в наружном ряду около 35 зубов). На нижней челюсти 1 ряд из 23—24 зубов. На сошнике 11—12 зубов в

[1] Пользуюсь случаем выразить благодарность гидрологу СП-6 Е. Гущенко за предоставление ценных материалов.

[2] У типового экземпляра Петерса *D* 12, 18, 22, *A* 21, 21, *P* 18. У 13 гренландских экземпляров Иенсена *D* 10—13, 15—20, 18—24, *A* 17—20, 18—21, позвонков 54—58, в том числе туловищных 20—22.

1 Λ-образный ряд. На нёбных костях до 5—6 более мелких зубов в 1 ряд; иногда их меньше, а у одного экземпляра на левой нёбной косточке удалось обнаружить лишь 2 очень маленьких зуба. Жаберные тычинки сравнительно длинные, гладкие (у экземпляра длиной 25 *см* наибольшая жаберная тычинка равна 7 *мм*); на верхней части 1-й жаберной дужки 4—6 тычинок, на нижней — 23—27.

Чешуя мелкая, налегающая; лишь в межглазничном пространстве имеется более мелкая неналегающая чешуя, доходящая до уровня переднего края зрачков. Боковая линия прерывистая, под концом I *D* делает S-образный изгиб вниз, заходя немного ниже средней линии тела, затем поднимается вверх и примерно от вертикали середины II *D* продолжается по средней линии тела до конца хвостового стебля. Вертикальные плавники хорошо разделены: промежуток I—II *D* составляет около $^3/_4$ диаметра глаза, промежуток II—III *D* (как и I—II *A*) около $^1/_2$ диаметра глаза. Грудные плавники узкие и длинные, достигают вертикали начала I *A*. Хвостовой плавник с заметной выемкой.

Окраска тела плохо сохранилась, коричневато-серая, без заметных полос и пятен. Рыло темно-коричневое, челюсти коричневато-черные. Брюхо синеватое, брюшина черная. Все плавники темные, коричневато-черные.

Длина наших экземпляров 13—25 *см*. Данные измерения 2 наиболее хорошо сохранившихся экземпляров в процентах абсолютной длины тела (249 и 242 *мм*) и в процентах длины тела до конца чешуйчатого покрова (в скобках): длина головы — 26,1 и 24,4 (29,3 и 27,0), антедорсальное расстояние — 31,5 и 30,6 (35,3 и 33,8), антеанальное — 48,2 и 48,4 (54,1 и 53,4), длина основания I *D* — 8,2 и 9,7 (9,2 и 10,7), II *D* — 16,1 и 17,4 (18,0 и 19,2), III *D* — 13,5 и 13,2 (15,2 и 14,6), I *A* — 16,1 и 16,9 (18,0 и 18,7), II *A* — 13,0 и 12,4 (14,6 и 13,7), длина грудного плавника — 18,1 и 17,8 (20,3 и 19,7), длина наибольшего луча брюшного плавника — 17,3 и 16,1 (19,4 и 17,8), длина первого луча брюшного плавника — 10,0 и 9,9 (11,3 и 11,0); в процентах длины головы: диаметр глаза — 29,7 и 30,5, длина рыла — 29,3 и 28,0, ширина межглазничного пространства (костного) — 12,2 и 13,1, длина верхней челюсти — 40,8 и 42,4, длина нижней — 53,8 и 55,1.

Найдены 24 февраля 1956 г. в гидрологической лунке (после взрыва льда), частично поврежденные и подгнившие. Координаты льдины 75°34′ с. ш., 174°16′ в. д., т. е. она обнаружена в северо-восточной части Восточно-Сибирского моря в районе свала континентальной ступени, над глубиной 221 *м*.

До настоящего времени A. glacialis была известна с о. Сабине у восточного берега Гренландии (74° с. ш.; тип) и по многочисленным экземплярам Иенсена (Ad. S. Jensen, 1948: 141—142) из северной части Баффинова моря (от 74°53′ до 77°17′ с. ш.) и близ восточных берегов Гренландии. Большинство экземпляров было добыто при тралении на глубине от 230 до 930 *м*, однако они могли быть пойманы не у дна, а при подъеме трала в промежуточных слоях воды и даже близ поверхности. Зоолог датской экспедиции Ф. Иогансен наблюдал, как, спасаясь от тюленей (Phoca foetida), эти рыбки выбрасывались на лед через тюленьи лунки (Ad. S. Jensen, 1948). Наши материалы также подтверждают пелагический образ жизни этого вида, который, в отличие от прибрежно-эстуарной восточносибирской трески (A. borisovi), может обитать в открытом океане, на сотни миль от берегов как у поверхности, так, возможно, и на глубинах.

Сравнительные замечания. Видовой состав эндемичного высокоарктического рода Arctogadus до настоящего времени нельзя считать окончательно установленным. Лучше всего изучена восточносибирская треска (A. borisovi), послужившая основанием для установления особого рода, который, в отличие от всех других тресковых, имеет зубы на нёбных костях (P. A. Drjagin, 1932). Этот вид распространен вдоль берегов Сибири от восточной части Карского моря (мыс Стерлегова) на

восток до мыса Биллингса (176°10′ в. д.); указан также для Северной Аляски — у мыса Барроу (Wilimovsky in V. Walters, 1955: 302). Еще два вида тресковых с зубами на нёбных костях, описанные от берегов Гренландии, теперь также относят к роду Arctogadus: это A. glacialis (Peters), речь о котором шла выше, и A. pearyi (Nichols et Maxwell, 1933) из бухты Линкольн (Северная Гренландия); позднее этот вид обнаружен у Канадских арктических о-вов на юго-запад до залива Коронации и западного берега о. Мелвилла (V. Walters, 1955). Систематические взаимоотношения между этими тремя видами не ясны. Л. С. Берг (1933, 1949) признает в роде Arctogadus два вида (A. borisovi и A. glacialis), считая A. pearyi синонимом A. glacialis. Такого же мнения придерживается и А. Н. Световидов (1948), оставивший, однако, за гренландским видом название A. pearyi. А. П. Андрияшев (1954), принявший идентичность Phocaegadus megalops Jens. с A. glacialis (Peters), склонялся к признанию видовой самостоятельности всех трех видов. И, наконец, Вальтерс (V. Walters, 1955), также пришедший к выводу об идентичности видов Петерса и Иенсена, считает, что borisovi, glacialis и pearyi, возможно, составляют один вид, для которого в этом случае надо будет оставить название A. glacialis (Peters). Непосредственное сравнение наших экземпляров A. borisovi и A. glacialis показывает, что мы имеем дело с двумя достаточно хорошо различимыми видами: A. glacialis отличается отсутствием подбородочного усика, хорошо развитого у A. borisovi, заметно более крупным глазом, более узким межглазничным пространством, деталями зубного вооружения, черной окраской всех плавников и некоторыми другими признаками, не оставляющими сомнения в видовой самостоятельности обоих видов. Наименее изученной остается пока A. pearyi, которая сходна с A. borisovi наличием хорошо развитого усика [3], но отличается более крупными глазами и более длинными парными плавниками.

Литература

Андрияшев А. П., 1954. Рыбы северных морей СССР, Изд-во АН СССР.

Берг Л. С., 1933. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран, изд. 3-е, т. 2.— 1949. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран, изд. 4-е, т. 3.

Световидов А. Н., 1948. Трескообразные, Фауна СССР, IX, 4.

Drjagin P. A., 1932. Arctogadus, eine neue Gadidengattung aus Nordsibirien, Zool. Anz., Bd. 98, Hft. 5-6.

Jensen Ad. S., 1948. Contribution to the ichthyofauna of Greenland, Spolia Zool. Mus., Hauniens., IX.

Nichols J. T. a. Maxwell A., 1933. A probably undescribed codfish from Arctic America, Copeia, 1.

Peters W., 1874. Säugethiere und Fische, Zweite Deutsche Nordpolarfahrt, Bd. 2, Leipzig.

Walters V., 1955. Fishes of Western Arctic America and Eastern Arctic Siberia, Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 106, art. 5.

A GADFISH SPECIES [ARCTOGADUS GLACIALIS (PETEPS)] NEW TO THE FAUNA OF THE USSR CAUGHT AT THE DRIFTING STATION "NORTH POLE-6"

A. P. ANDRIASHEV

Zoological Institute of the Academy of Sciences of the USSR (Leningrad)

Summary

In February 1956 a gadfish Arctogadus glacialis (Peters) was caught ot the station „North Pole-6" situated on a drifting block of ice, 250 miles NNW from Wrangel Island. This finding is of great interest because the above fish was known only off the shores of Greenland. A detailed description of the exemplar caught is presented in the paper. The author makes a supposition that the species Arctogadus glacialis (Peters) (=Phocaegadus megalops Jensen) and A. borisovi Drjagin are independent ones.

[3] Однако, по даным Вальтерса (V. Walters, 1955, p. 303), у A. pearyi подбородочный усик или хорошо развит (превышает диаметр зрачка), или полностью редуцирован (obsolete).

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXVI 1957 ВЫП. 11

К ФАУНЕ ПАРНОПАЛЫХ (ARTIODACTYLA) ЮЖНОЙ ЧАСТИ ПРОВИНЦИИ ЮНЬНАНЬ (КИТАЙ)

И. И. СОКОЛОВ

Зоологический институт Академии наук СССР (Ленинград)

Одним из отрядов объединенной Китайско-Советской биологической экспедиции 1956 г. были произведены сборы млекопитающих в южной части провинции Юньнань. Часть этих сборов поступила в Зоологический институт АН СССР. В настоящей статье представлены результаты проведенной автором обработки небольшой коллекции парнопалых (Artiodactyla) из Юньнани. К коллекционным материалам приложена карта с обозначением пунктов сбора млекопитающих, опись коллекций с указанием времени, места добычи, веса и промеров отдельных экземпляров, а также записка с краткими данными о местах добычи, встреч, биологии и хозяйственном значении отдельных видов [1]. Карта воспроизводится в нашей работе с сохранением английской транскрипции названий отдельных пунктов сбора материала (рис. 1)[2].

Материал по парнопалым из Юньнани относится к пяти видам. Некоторые из этих находок представляют большой зоогеографический интерес.

Sus scrofa chirodonta Heude [3] — кабан

Sus chirodontus, Heude, Mem. concern. l'Hist. Nat. de l'Emp. Chin., II, pt. 1, 1888 : 54, pt. 2 1892 : 114, pl. 20 fig. 3; pl. 20A, fig. 3.—Sus scrofa chirodontus, Allen, Amer. Mus. Novitates, 430, 1930: 4. — Sus scrofa chirodonta, Allen, Mamm. of China and Mongolia, pt. 2, 1940 : 1123.

М а т е р и а л. Шкура и череп молодой самки, добытой 21.VI 1956 г. в районе Бинбяня (Pinpien). Коллекционный номер — 0165.

С и с т е м а т и ч е с к и е з а м е т к и. Номенклатура китайских кабанов после работы Хейде (P. Heude, 1888) оказалась сильно запутанной. Аллен (G. M. Allen, 1930, 1940) южнокитайскую популяцию относит к подвиду Sus scrofa chirodonta Heude, отличающемуся от других рас более темной, иногда почти черной окраской взрослых особей и слабым развитием подшерстка. Окраска нашего экземпляра, судя по коллекционным материалам ЗИН АН СССР, действительно, как будто темнее одновозрастных кабанов из других районов, однотонная, серовато-бурая, крапчатая, благодаря зо-

[1] Сопроводительная записка переведена с китайского на русский язык аспирантом ЗИН АН СССР Чжу-Динь, которому автор выражает признательность.

[2] В дальнейшем в тексте рядом с русской транскрипцией в скобках приводится в необходимых случаях и английская.

[3] Подробно синонимию и номенклатуру южнокитайских свиней см. у Аллена (G. M. Allen, 1930, 1940).

нарной окраске отдельных волос, на которых темно-бурые участки чередуются со светлыми желтовато-белыми. Темный пигмент не только на волосах, но и на самой коже, за исключением нижней части живота, пахов и подмышек. Несмотря на ювенильность экземпляра (по-видимому, не больше 2—3 месяцев), ясно выраженной полосатости, характерной для диких поросят, не заметно. Лишь при внимательном осмотре можно обнаружить неясные темные полосы вдоль боков. Остевой волос (щетина) довольно мягкий; подшерсток отсутствует.

Размеры экземпляра, по данным коллектора, указанным в сопроводительной записке: вес — 5500 *г*, длина тела — 595 *мм*, длина хвоста — 113 *мм*, длина ступни — 108 *мм*, длина уха — 62 *мм*. Череп: наибольшая длина — 148 *мм*, основная длина — 131 *мм*, наибольшая ширина — 73 *мм*.

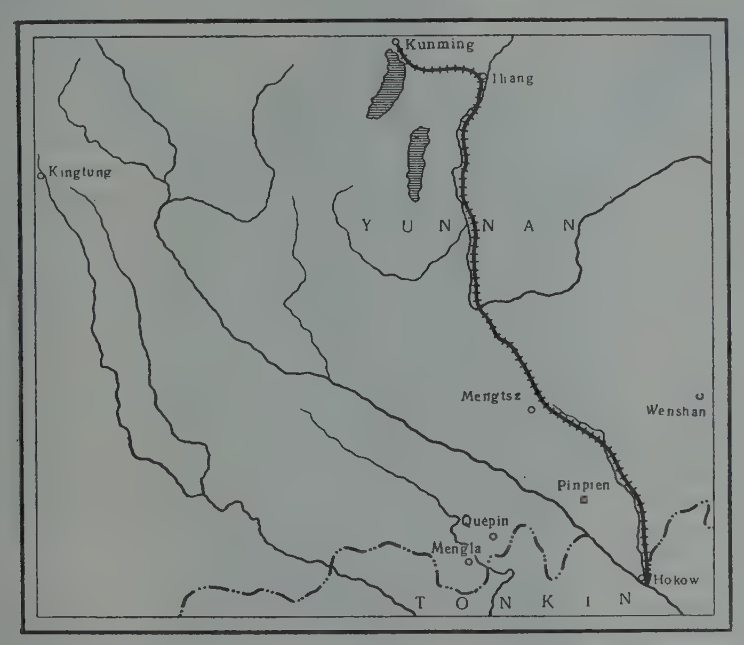


Рис. 1. Карта основных пунктов сбора млекопитающих в южной части провинции Юньнань (по материалам Китайско-Советской экспедиции)

Сведения о распространении и биологии. Описанный экземпляр Sus scrofa интересен с зоогеографической стороны. До сих пор распространение кабана в Юньнани никем не отмечалось. На карте в монографии Аллена (1940) южная и западная граница распространения этого вида проведена в Сычуани, Гуйчжоу и Гуанси. По данным сопроводительной записки, в районе работ Китайско-Советской биологической экспедиции наличие кабана установлено в Цзиньпине (Ching Pien), Хоэкоу (Hokow), Бинбяне и Цзиндуне (Kintung).

Таким образом, ареал Sus scrofa в Китае должен считаться более широким и включать практически всю Юньнань.

По данным той же записки, кабаны в Юньнани обитают в кустарниках и лесах, проникая иногда в глубь влажных тропических лесов. Часто встречаются в высокой степи со злаками, где выкапывают съедобные корни растений, а также, вероятно, и животных, живущих в почвенном слое. Иногда поселяются в горах на высоте около 2300 *м* в зарослях рододендрона. Ведут ночной образ жизни. В условиях Юньнани кабаны являются вредителями, наносящими большой ущерб посевам риса и кукурузы.

Muntiacus muntjak vaginalis (Boddaert) — индийский мунтжак

Cervus vaginalis, Boddaert, Elenchus Animal., I, 1785 : 136. — Muntiacus muntjak vaginalis, Allen, Amer. Mus. Novitates, No. 430. 1930: 11; Osgood, Field Mus, Publ., Zool., XVIII, 1932 : 330.

Материал. Шкуры и черепа двух взрослых самцов, добытых 17.IV и 18.IV 1956 г. в районе Менлы (Mengla), коллекционные номера 0009 и 0015. Шкура и череп взрослого самца, добытого 14.VI 1956 г. в районе Цзиндуна, № 0315. Шкуры и черепа двух молодых самок, добытых 27.IV и 5.V 1956 г. в районе Менлы, № 0047 и 0084.

Систематические заметки. Принадлежность перечисленных экземпляров к виду Muntiacus muntjak Zimm. не вызывает сомнений. Дорсальная поверхность хвоста ясно красновато-желтая, а не черноватая, как у M. crinifrons Scl. Принадлежность к другому китайскому мунтжаку — M. reevesi Og. исключается размерами черепа (см. ниже), бо́льшими, чем у последнего вида (Аллен, 1940), а также тем, что восходящие ветви межчелюстных костей у всех черепов совершенно отчетливо достигают носовых костей и соприкасаются с ними.

Более сложен вопрос о внутривидовой систематике Muntiacus muntjak и о подвидовой принадлежности южнокитайской популяции этого вида. Последнюю, к сожалению, далеко не обстоятельную ревизию рода Muntiacus произвел Осгуд (W. H. Osgood, 1932).

Аллен (1930, 1940) мунтжаков юго-западной Юньнани отнес к подвиду M. m. vaginalis Bodd., который, по Лайдеккеру (R. Lydekker, 1915), отличается от типичной расы (M. m. muntjak Zimm.) несколько меньшими размерами и более яркой коричнево-красноватой окраской (chestnut или cinnamon rufous по английской терминологии). От бирманской расы (M. m. grandicornis Lyd.), помимо меньшей величины и коротких рогов, M. m. vaginalis, по данным того же автора, отличается отсутствием седоватой полосы по верхнему краю шеи, а также тем, что отдельные волосы у него в основной части более бледные, чем в вершинной.

Мунтжаков с о. Хайнань Аллен (1930) выделил в самостоятельный подвид — M. m. nigripes All., отличающийся от M. m. vaginalis несколько меньшей величиной и более темными ногами, которые могут быть почти черными или тускло-бурыми (paler brown.).

По общей окраске туловища наш материал (рис. 2) из Юньнани совпадает с описанием Аллена (1930, 1940). Можно только отметить, что шкура самца № 0315 имеет более насыщенную, по сравнению с другими, буро-красноватую (гнедую) окраску. Это может быть объяснено тем, что он добыт на два месяца позднее. Кроме того, верхняя сторона шеи у всех наших шкур не ярко-охристая (bright ochraceous), а красновато-бурой с сероватым оттенком крапчатой окраски. Сероватость («седина») особенно ясно выражена у шкуры самца № 0015, обнаруживая в этом отношении, по-видимому, сходство с подвидом M. m. grandicornis Lydd. Однако отдельные волосы с верха спины, расцветке которых Лайдеккер (1915) придает большое значение для различения этих двух рас, у наших экземпляров в прикорневой части светлые, затем темнеют, становясь темно-бурыми, плавно переходят в желто-красный цвет и оканчиваются приостренной буроватой верхушкой [4].

Окраска конечностей на нашем материале не согласуется с описанием Аллена, который характеризует ее как охристую (ochraceous), лишь иногда слегка размытую буроватым на стопе и пясти. На всех шкурах взрослых самцов (№ 0009, 0015 и 0315) передняя и боковые стороны передних

---

[4] Имеющаяся в коллекциях ЗИН АН СССР шкура самки M. muntjak из Ассама (№ 24815, коллекция фон Вик) имеет окраску, весьма сходную, судя по описанию Лайдеккера (1915), с таковой M. m. grandicornis Lyd., включая характер расцветки отдельных волосков. Следует при этом отметить, что Осгуд (1932) мунтжаков Ассама относит к подвиду vaginalis.



Рис. 2. Шкура самца Muntiacus muntjak vaginalis (Bodd.)
Экземпляр № 0009. Рис. В. Н. Ляхова



Рис. 3. Шкура Muntiacus feae (Thoset Doria)
Экземпляр № 0217. Рис. В. Н. Ляхова

конечностей, начиная с предплечий, а задние — со средины голени, ясно буро-коричневые, довольно темные, по-видимому, напоминают в этом отношении расу nigripes из Хайнаня и Индокитая. Лишь у экземпляра № 0015 ноги имеют более светлую коричневую окраску. Рыжевато-охристая окраска у всех экземпляров заметна только на задней стороне ног. Следует, однако, сказать, что сходную с нашими экземплярами окраску конечностей имеют две хранящиеся в ЗИН АН СССР шкуры мунтжаков из Бенгалии (terra typica подвида vaginalis), № 1408 и 4659. Сходно также описывает окраску конечностей мунтжаков из Тонкина и Лаоса, относимых к подвиду vaginilis, Осгуд (1932).

Следует отметить еще одну особенность описываемого нами материала. На всех трех шкурах самцов (№ 0009, 0015 и 0315) по бокам нижних губ имеются ясно развитые ментальные железы, на основании которых Осгуд (1932) описал новый вид мунтжака — Muntiacus rooseveltorum Osg. из Лаоса. У наших экземпляров ментальные железы представляются в виде выступающих над поверхностью губы пучков или щеточек, состоящих из торчащих прямо жестких волос, высотой 8—10 *мм*. Окраска этих волос у двух экземпляров желто-белая, у одного — светло-коричневая. Кожа в основании щеточек явно утолщена и, по-видимому, секретирует, так как у одного экземпляра (№ 0315) основания волос склеены не имеющим запаха крошковатым секретом желтоватого цвета. Размеры железы: длина 24—29 *мм*, ширина 12—13 *мм*.

Окраска волосяного покрова молодой самки (№ 0084) в общем сходна с таковой самцов, лишь по верхней стороне шеи проходит довольно широкая размытая темно-коричневая полоса. Окраска второй молодой самки (№ 0047) более светлая, ярко-рыжая, бледнеющая по направлению к животу; шея окрашена однотонно с туловищем. У обеих самок почти не заметны потемнения на конечностях, имеющих сходную с туловищем буровато-красную или рыжеватую окраску. Следов наличия ментальных желез на шкурах самок не видно; последние, возможно, представляют вторично-половой признак самцов. Особенности окраски самок № 0047 и 0084, судя по другому материалу в коллекциях ЗИН АН СССР, являются следствием их более молодого возраста.

По общим размерам наши экземпляры существенно не отличаются от экземпляров, описанных Алленом (1940), однако длина пеньков рога далеко не всегда достигает длины морды, как указывает этот автор (табл.1,и 2).

Таблица 1

Промеры (в *см*) и вес тела (в *кг*) (по приложенным к коллекционному материалу документам)

Промеры	№ 0009, ♂ ad.	№ 0015, ♂ ad.	№ 0315, ♂ ad.	№ 0047, ♀ juv.	№ 0084, ♀ juv.
Длина тела	160,0	135,0	100,0	86,0	84,0
Длина хвоста	16,5	20,0	—	12,0	13,0
Длина задней ступени	26,5	26,0	28,0	21,5	—
Длина уха	10,8	12.0	9,5	8,7	10,0
Вес	22,6	29.5	22,0	11,5	13.5

Следует отметить еще одну особенность нашего материала. Хотя черепа самцов № 0009 и № 0015 принадлежат, судя по развитию зубов, взрослым животным, рожки у обоих развиты слабо; длина их составляет, соответственно 70 и 83 *мм*, причем надглазничные отростки, особенно у № 0009, рудиментарны и имеют характер незначительных выступов (бугорков).

С в е д е н и я   о   р а с п р о с т р а н е н и и   и   б и о л о г и и. Юньнань расположена на северном пределе ареала Muntiacus muntjak, но местами этот вид, по-видимому, здесь еще многочислен. Китайско-Советкой экспе-

дицией обнаружены и добыты мунтжаки в районах Цзиньпина, Бинбяня, Хоэкоу, Цзиндуна (Kintung). Кроме того, известны следующие местонахождения индийского мунтжака в Юньнани (G. Allen, 1940): по Андресену, он обычен в горах Какийен (Kakhyen hills), а также к северу от Тенью-Чау (Teng-yue-chow); Эндрюс добыл мунтжаков в Мученге (Mucheng), Тайпингпу (Taipingpu), Тонгийю (Tengyeh) и на границе с Бирмой по р. Намтинь (Namting River). В качестве наиболее северного пункта его нахождения указывается Пейтей (Peitai).

Таблица 2

Промеры черепов (в *мм*)

Промеры	№ 0009, ♂ ad.	№ 0015, ♂ ad.	№ 0315, ♂ ad.	№ 0047, ♀ juv.	№ 0084, ♀ juv.
Наибольшая длина	ca 218	213	200	—	164
Кондилобазальная длина	ca 206	202	188	—	153
Основная длина	ca 193	183	176	—	141
Скуловая ширина	92,4	89,0	89,0	65,5	70,8
Мастоидная ширина	69,0	67,3	62,5	48,2	54,3
Межглазничная ширина	49,9	43,9	47,1	33,5	39,9
Ширина на уровне M^2	62,3	62,2	61,1	—	—
Нёбная длина	—	131	122	—	92,5
Расстояние от переднего края орбиты до prosthion	—	117	103,5	—	79,2
Длина ряда P^2 — M^3	62,9	60,7	55,5	—	—
Длина ряда P_2 — M_3	71,2	69,1	65,5	—	—
Расстояние от opisthion до nasion	131	127	125	103,3	112,9
Длина носовых костей	63,2	61,4	54,6	44,5	38,0
Длина пенька рога от заднего края глазницы до вершины	141	108	109	—	—

Образ жизни M. muntjak в Юньнани почти не известен. По данным сопроводительной записки, мунтжаки живут во влажных тропических и субтропических лесах, скрываясь по опушкам или в высокой траве по степным участкам на местах вырубленных лесов; ведут ночной образ жизни, на что есть указания и у Андресена (цит. по G. Allen, 1940). В качестве излюбленных кормовых растений указывается Imperata cylindrica и Isachne albeus.

Молодые рождаются в феврале и марте. Самки приносят по одному детенышу. Сбрасывание самцами старых рожек происходит, судя по нашему материалу, в конце апреля или в мае. На черепах животных, добытых 17 и 18 апреля (№ 0009 и 0015), рожки еще держатся крепко. Череп же самца, добытого 14 июня, имеет только пеньки; рога были, по-видимому, еще неокостеневшие и при препаровке не сохранились.

Мясо мунтжаков съедобно и поступает на местный рынок. Особенно высоко ценится кожа, «мягкая, как тончайшая замша» (G. Allen, 1940). В сопроводительной записке отмечается, что шкуры мунтжаков в большом числе экспортируются как сырье для кожевенных изделий. Местами мунтжаки приносят и ущерб, вредя кукурузе, рису, бобовым и огурцам.

Muntiacus reevesi reevesi (Ogilby) — мунтжак Реевеза

Cervus reevesi, Ogilby, Proc. Zool. Soc., London, 1838 : 105.—Prox reevesi, Sundevall, Kongl. Vet. Akad. Handlingar for 1844, Stockholm, 1846 : 185.—Cervus lachrymans, Milne-Edwards, Nouv. Arch. Mus. Nat. Hist., Bull., 1871 : 93, footnote; Recherches pour servir a l'Hist. Natur. des Mammiféres, 1868—1874 : 348, pl. 63, 64. — Cervulus sclateri, Swinhoe, Proc. Zool. Soc., London, 1872 : 814. — Cervulus sinensis, Hilzheimer, Zool. Anzeiger, 29, 1905 : 297. — Cervulus reevesi pingshiangicus Hilzheimer, Abh. u. Ber. Mus. Natur- und Heimatkunde, Magdeburg, I, 1906 : 169. — Cervulus bridgemani, Lydekker, Abstr. Proc. Zool. Soc. London, 1910 : 38; Proc. Zool. Soc. London, 1911 : 989.—Muntiacus lachrymans teesdalei, Lydekker, Catal. Ungulate Mamm. Brit. Mus., IV, 1915 : 27. — Muntiacus reevesi, Lydekker, Catal. Ungulate Mamm. British Mus., IV, 1915 : 28.

Материал. Шкура без передней части морды и дистальных частей конечностей, по-видимому, молодого самца (длина расправленной и высу-

шенной шкуры от переднего конца до корня хвоста — 58 *см*); точное место нахождения и время добычи не указаны; № 0207.

Систематические заметки. К сожалению, отсутствует череп, который позволил бы более точно определить систематическое положение данного экземпляра. От всех шкур M. muntjak, с которыми нам удалось его сравнить, он явно отличается более темной окраской. Однако верхняя сторона хвоста ясно рыжеватая, а не черноватая, что исключает принадлежность этого экземпляра к Muntiacus crinifrons Scl. и M. feae Thos. et Dor. Несмотря на молодой, по-видимому, возраст животного, которому принадлежала эта шкура, окраска ее больше всего согласуется с окраской описанных в литературе, а также имеющихся в коллекционных фондах ЗИН АН СССР четырех шкур Muntiacus reevesi Ogi. Поверхность лба между лицевыми гребнями, темя и затылок темно-коричневые с чуть заметным рыжеватым оттенком. Голова с боков более светлая, буровато-рыжая. Наружная сторона ушей темно-коричневая, внутренняя — грязно-белая. Низ головы (область гортани) желтовато-белый. Подмышки, внутренние стороны передних и задних ног, пахи, задняя сторона ягодиц, промежность и низ хвоста белые. Вдоль верхней стороны шеи от затылка до холки тянется довольно широкая нерезко отграниченная темно-коричневая полоса, постепенно сливающаяся с темным верхом спины. Общая окраска туловища несколько темнее (в ней больше бурого), чем окраска Cervulus lachrymans, изображенного Мильн-Эдвардсом (M. A. Milne-Edwards, 1868—1874, pl. 63), рыжевато- или охристо-бурая, книзу постепенно приобретающая более светлый желтовато-рыжий оттенок. Характерная для M. reevesi крапчатость окраски спины на нашем экземпляре едва заметна, что может быть объяснено его ювенильностью. Отдельные волосы со спины имеют уже от основания темную, буроватую окраску, которая по направлению к середине волоса еще более темнеет; затем на большей части волос (но далеко не на всех) имеется рыжевато-охристое предвершинное кольцо, а приостренные кончики волос вновь черно-бурые.

Сведения о распространении и биологии. До настоящего времени считалось, что ареал вида Muntiacus reevesi Ogil., в широком его понимании, ограничивается Центральным, Южным и Восточным Китаем, от Сычуани на западе до Фуцзяни на востоке и от Хубея и Аньхоя на севере до Гуанси и Гуандуна на юге (G. Allen, 1940). На наличие этого вида в Юньнани имеются весьма неопределенные указания М. Пусарга (цит. по G. Allen, 1940). Описанная выше шкура молодого самца является первым более конкретным доказательством, но для окончательного решения вопроса о наличии этого вида в Юньнани необходим сбор дополнительных данных, в первую очередь черепов взрослых животных.

По данным сопроводительной записки, M. reevesi встречается в этой провинции в районе Цзиньпина и Бинбяня, но очень редок. Живет в гористых местах на высотах свыше 1700 *м* над ур. м., является обитателем тропического леса, но в связи с вырубанием лесов переселяется и в степь. Ведет ночной образ жизни. Обладает способностью к быстрому бегу, поэтому добыча его очень затруднена.

Muntiacus (Procops) feae (Thomas et Doria)? — тенассеримский мунтжак

Cervulus feae, Thomas et Doria. Ann. Mus. Civ. Stor. Natur. Genova, VII, 1889 : 92; Thomas. Ann. Mus. Civ. Stor. Natur. Genova, X, 1892 : 945. — Muntiacus feae, Lydekker, Catal. Ungulate Mamm. Brit. Mus., IV, 1915 : 945.

Материал. Шкура без передней части шеи, головы, свободных частей конечностей и без хвоста (рис. 3), принадлежавшая, по-видимому, самцу (длина шкуры от корня хвоста до основания шеи — 93 *см*). Место добычи и обнаружения — Цзиньпин и Биньбянь, т. е. в том же районе, что и только что описанный экземпляр M. reevesi Ogil. Дата добычи — 15.VII; № 0217.

Систематические заметки. К сожалению, отсутствуют не только череп, но и наиболее ценные в диагностическом отношении части шкуры — голова, хвост и конечности, которые позволили бы безошибочно определить систематическое положение описываемого экземпляра. Поэтому приходится действовать методом исключения. Принадлежность к индийскому мунтжаку исключается вследствие темной коричнево-бурой окраски и отсутствия даже следов рыжеватого оттенка на сохранившейся части хвоста. Эти же признаки, особенно последний, ясно отличают описываемый экземпляр и от экземпляра № 0207, определенного нами как M. reevesi Ogil. От шкуры распространенного в Юньнани замбара (Cervus unicolor dejeani Pous.) шкура № 0207 отличается более темными по сравнению с туловищем ногами (судя по уцелевшим остаткам), вместо более светлых у последнего вида. Наконец, от довольно сходного по общему тону и близкого по ареалу хохлатого оленя (Elaphodus cephalophus Milne-Edw.) ее отличает явно выраженная крапчатость окраски туловища, отсутствующая у последнего вида.

Ближе по общей окраске экземпляр № 0217 к восточнокитайскому [Muntiacus crinifrons (Scl.)] и тенассеримскому [Muntiacus feae (Thom. et Dor.)] мунтжакам, хотя область распространения и того и другого расположена далеко от Юньнани.

Общий тон окраски шкуры — темный, коричневато-бурый, с золотисто-красноватым оттенком. Отдельные волоски в основании светло-бурые, кверху постепенно темнеют, становясь в верхней половине почти черными, перед вершиной имеют узкое золотисто-красное кольцо. Красноватые предвершинные кольца придают окраске ясно выраженную крапчатость и красноватый оттенок, особенно заметный в косом падающем свете. Шея (вернее, ее основание) незначительно светлее туловища. Верх туловища и шеи темнее, чем бока́. Особенно темен круп и сохранившееся основание хвоста, которые впрочем не имеют ясно выраженной черноты, как у M. crinifrons, но содержат примесь волос с красноватой предвершинной зоной. Черной можно назвать только очень узкую полоску вдоль заднего края ягодиц на границе с чисто белой внутренней зоной. Конечности, начиная с предплечий и голеней, еще темнее туловища, однотонные, коричнево-бурые без крапчатости, благодаря отсутствию на волосах предвершинных красных колец. Подмышки коричневато-белые. Пахи, область промежности, задние края ягодиц и низ хвоста, судя по сохранившимся остаткам, чисто белые. Граница между белым и соседним бурым резко выражена. Низ груди и живота буровато-коричневый, лишенный, как и конечности, крапчатости.

Сравнивая окраску шкуры № 0217 с известными описаниями таковой для Muntiacus crinifrons (Ph. Sclater, 1885; F. Styan, 1886; R. Lydekker, 1915; G. Allen, 1930, 1940), а также с цветным изображением этого вида в работе Ф. Склетера, следует отметить, что у нее отсутствуют черноватые тона, за исключением узкой полосы на ягодицах; доминируют коричневатый и бурый тона, а не черный.

Больше согласуется окраска нашего экземпляра с окраской, приведенной в известных описаниях тенассеримского вида — Muntiacus feae (O. Thomas et A. Doria, 1889; O. Thomas, 1892; W. T. Blanford, 1891; R. Lydekker, 1915). Для последнего считаются более характерными не черноватая, а коричнево-бурая окраска, золотистая крапчатость верха туловища, чисто коричневые, а не черноватые проксимальные звенья конечностей, а также сравнительно светлый низ груди и живота.

Бесспорно, экземпляр № 0217 принадлежит к одному из этих двух видов мунтжаков. Отличия между M. crinifrons и M. feae, как известно, заключаются в присутствии у первого пучка длинных волос на голове[5],

---

[5] По некоторым данным (W. T. Blanford, 1891; R. Lydekker, 1893), короткий пучок волос на голове между рогами имеется и у M. feae.

более короткого хвоста, к тому же сплошь белого (за исключением узкой темной полосы по его верху), и белых полос на дистальных частях ног. К сожалению, эти наиболее важные в диагностическом отношении части шкуры на нашем экземпляре отсутствуют. Дальнейшие находки должны уточнить его систематическое положение. Пока же мы, хотя и с некоторыми сомнениями, относим описываемый нами экземпляр к виду Muntiacus feae (Thos. et Doria).

Не исключена возможность, что в Юньнани распространен новый, третий вид темных мунтжаков; последних, вероятно, следует выделить в особый подрод Procops Pocock (1923) (типичный вид Cervulus crinifrons Sclater) пока с двумя видами: Muntiacus (Procops) crinifrons (Scl.) и Muntiacus (Procops) feae (Thos. et Dor.). Единственный известный в настоящее время диагностический признак подрода — темная, бурая окраска туловища и шеи, хорошо отличающая эти виды от остальных представителей рода Muntiacus.

Сведения о географическом распространении и биологии. Описанная находка представляет большой интерес. Во-первых, оба вида темных мунтжаков (M. crinifrons и M. feae) являются крайне редкими животными. Первый из них, по имеющимся у нас данным, известен лишь по трем, а второй даже только по двум экземплярам. Во-вторых, область распространения и того и другого расположена очень далеко от Юньнани; все находки M. crinifrons происходят из очень ограниченной местности в провинции Чжэцзян (Восточный Китай), а M. feae — из Тенассерима и Сиама (в Индокитае). Этот факт указывает, сколь плохо еще изучена фауна даже крупных млекопитающих Юго-восточной Азии. Интересно то, что на весьма ограниченной территории южной Юньнани совместно обитают, не смешиваясь, три близких вида примитивных оленей. Это указывает на их стойкую морфо-физиологическую изоляцию и оправдывает выделение темных мунтжаков в ранг отдельного подрода.

О биологии темных мунтжаков практически ничего не известно. В сопроводительной записке к юньнаньскому материалу указывается лишь, что эти животные «населяют субтропический лес и степь с вторичными злаками, расположенные в горах на высоте 1400 *м* над ур. м. Ведут ночной образ жизни. В настоящее время редки».

Cervus (Rusa) unicolor dejeani (Pousargues) — сычуаньский замбар

Rusa dejeani, Pousargues, Bull. Mus. Hist. Natur., Paris, II. 1, 1896: 12. — Cervus dejeani, Ward. Records of Big Game, 1896 : 22. — Cervus unicolor dejeani, Lydekker, Deer of All Lands, 1898 : 156; Ward, Record of big Game, 1914 : 67.—Cervus (Rusa) unicolor dejeani Lydekker, Catal. Ungulate Mamm. Brit. Mus., IV, 1915 : 82.—Rusa aff. dejeani Mell, Arch. f. Naturgesch., Abt. A., 10, 1922 : 30. — Rusa unicolor dejeani, Allen, Mammals of China and Mongolia, pt. 2, 1940 : 1169. — Rusa unicolor equina, Pocock, Ann. Magaz. Natur. Hist. IX, 1942 : 318; Pocock, J. Bombay Natur. Hist. Soc., XLIV, No. 1, 1943 : 35. — Cervus (Rusa) unicolor equinus, Ellerman and Morrison-Scott, Checklist of Palaearctic and Indian Mammals, 1951 : 363.

Материал. Пара рогов с прилежащим участком лобных и теменных костей, покрытым кожей с волосами (рис. 4). Место сбора — район Менлы. Время добычи — не известно; № 0218.

Систематические заметки. Систематика замбаров (подрод Rusa) и, в частности, вида Cervus unicolor (Kerr) разработана недостаточно. Лайдеккер (1915), как известно, различал три подвида континентальных замбаров: Cervus (Rusa) unicolor unicolor Kerr (индийская раса), C. (R.) equinus Cuv. (индокитайская или суматранская раса) и C. (R.) dejani Pous. (сычуаньская раса). Покок (R. Y. Pocock, 1943) ареал подвида unicolor ограничивает о. Цейлоном, а континентальных замбаров Индийского полуострова выделяет в самостоятельную расу C. (R.) nigra Blainv. Сычуаньского замбара он объединяет с индокитайским, а его наименование [C. (R.) dejeani] сводит в синонимы расы equina. Впрочем, серьезных оснований для последней процедуры Покок не приводит.

Сычуаньская раса, по мнению описавшего ее автора (M. Pousargues, 1896) и по Лайдеккеру (1915), отличается более короткой мордой и более светлыми голенями. Покок (1943) общими признаками подвида equina, в его понимании, считает меньшую, в противоположность unicolor и nigra, изменчивость рогов, у которых задне-внутренний отросток всегда короче, тогда как передне-наружный длиннее и явно представляет собой продолжение главного ствола рога. Следует, однако, отметить,что в коллекциях ЗИН АН СССР имеется череп самца C. (R.) unicolor (№ 11360) из Ассама (район Kairhana, коллектор С. Н. фон Вик), т. е. из области, входящей в ареал подвида equina. Однако у этого экземпляра оба верхушечных конца рогов, одинаково развиты и имеют одинаковую длину, хотя передне-наружный конец более или менее явно представляет собой продолжение главного ствола рога.

Описываемый экземпляр из Юньнани (№ 0218) имеет следующие размеры рогов: длина правого рога по наружной кривизне 40,0 *см*, левого — 40,5 *см*; обхват рога на уровне розетки — правого 14,9 *см*, левого — 15,0 *см*, обхват основания рога над розеткой — правого 13,0 *см*, левого — 13,0 *см*; расстояние между верхушками рогов 21,0 *см;* наибольшее расстояние между рогами 27,2 *см*; длина надглазничных отростков от основания рога (над розеткой) до вершины: правого 15,5 *см*, левого — 12,8 *см*. Незначительные, по сравнению с известными в литературе данными (например, R. Ward, 1914), размеры рогов объясняются, вероятно, молодостью описываемого экземпляра. С этим согласуются и сравнительно высокие пеньки рогов (высота — около 3,5 *см* при обхвате в коже — 11,9 *см*). Передний отросток представляет непосредственное продолжение ствола рога, тогда как задне-внутренний имеет характер рудимента. Цвет рогов черно-бурый, с красноватым оттенком. Поверхность их гладкая, но с продольными бороздами [6]. Окраска волос, покрывающих лоб и основания рогов, буро-коричневая, отдельные волоски на пеньках рогов имеют желтоватые предвершинные кольца. Вопрос о подвидовой самостоятельности китайского замбара до получения более полного сравнительного материала остается открытым. Однако, по нашему мнению, нет оснований и для объединения его в один подвид с индокитайским.



Рис. 4. Рога самца Cervus (Rusa) unicolor dejeani Pous.
Экземпляр № 0218. Фото автора

Сведения о распространении и биологии. В Китае замбар в небольшом количестве встречается на большей части территории провинции Юньнань (G. Allen, 1940), а также в Сычуани (до 30° с. ш.) и Гуандуне, на о-вах Хайнань и Тайвань. Пределы распространения на Востоке не установлены.

В сопроводительной записке, кроме Менлы, в качестве мест добычи и обнаружения этого вида указываются районы Цзиньпина и Хоэкоу. В литературе из отдельных пунктов, где точно установлено местонахождение

[6] Отметим, что на упомянутом ранее черепе C. (R.) unicolor № 11360 из Ассама поверхность рогов более морщинистая, с множеством мелких костных бугорков.

C. (R.) unicolor, указываются следующие: Р. Эндрюс добыл два экземпляра — самку у Личани (Lichiang) и самца у Уа-Тьена (Wa-Tien) (G. Allen, 1930); этот же автор находил замбаров около Мученга (Mucheng), где местные жители охотятся за ними с помощью собак. Братья Т. и К. Рузвельт (цит. по G. Allen, 1940) пишут, что выйдя из пункта Бамо на границе с Бирмой и до Нингуана (Ningyan), они редко выходили из зоны обитания замбаров, находя следы их пребывания на высоте от 4 до 14 тысяч футов над ур. м. По словам Е. Вильсона (E. H. Wilson, 1913), панты оленей, будто бы происходящие из Юньнани, можно видеть во всех медицинских лавках Чунцина (Chungking), Ибиня (Suifu) и других городов. Бóльшая часть этих пантов добывается в мало известной местности, лежащей в верховьях реки Сицзян (Minriver), где еще сохранились девственные леса, верхняя граница которых составляет настоящий «дом» оленей.

Образ жизни замбаров в Китае известен очень мало. Замбары крайне осторожны, кормятся по ночам, днем прячутся в зарослях на дне оврагов. В сопроводительной записке, присланной вместе с описываемым материалом из Юньнани, говорится, что C. (R.) unicolor населяет окраины леса тропической и субтропической дождливой зоны. Днем замбары скрываются в лесу, а вечером пасутся на лугах около опушек. Часто встречаются также на солонцах, расположенных в долинах рек.

Излюбленными кормами замбаров являются Imperata cylindrica и Isachse albeus. Леса в этом районе значительно вырублены, имеются участки степи с вторичными злаками. Каждый год эти степи выжигаются местным населением, после чего в дождливый сезон на них появляется молодая трава, которую замбары очень любят.

По данным сопроводительной записки, рождение молодых замбаров в Юньнани происходит в феврале и марте, что мало согласуется с известными сведениями о том, что в Индии половой сезон (спаривание) наблюдается в ноябре и декабре (A. Brauder, 1944). Мало вероятно, чтобы период беременности у такого крупного зверя длился всего 3 месяца. Повидимому, имеет место растянутый период размножения. Мелл (R. Mell, 1922) сообщает, что самка, добытая 5 марта, имела эмбрион весом 1,35 *кг*, в то время как на о. Хайнань в марте были добыты уже родившиеся оленята. В сопроводительной записке отмечается нахождение в Юньнани беременной самки в июне. О случае проявления течки в конце июня — начале июля сообщает Браудер (1944) в цитируемой выше работе.

Наряду с несомненной пользой, получаемой от убитого замбара в виде пантов, мяса и шкуры, в определенных условиях этот вид может иметь и отрицательное значение. Так, в сопроводительной записке указывается, что C. (R.) unicolor часто вредит злаковым посевам, расположенным по соседству с местами его обитания.

Таким образом, в результате работ Китайско-Советской экспедиции устанавливаются три новых для фауны Юньнани вида копытных: Sus scrofa chirodonta Hende, Muntiacus reevesi Scl. и Muntiacus feae (?) Thos et Dor. Для окончательного суждения о систематическом положении юньнаньской популяции этих видов необходим дополнительный сбор более полных материалов.

Литература

Allen G. M., 1930. Pigs and deer from the Asiatic expeditions, Amer. Mus. Novit., 430.—1940. The mammals of China and Mongolia, pt. 2, No. V (Natur. Hist. Centr. Asia, XI, 2).

Blanford W. T., 1891. Fauna of British India, Mammalia, London.

Brauder A., 1944. Breeding season of the Indian Sambar, J. Bombay Natur. Hist. Soc., 44.

Heude P., 1888. Mémoires l'histoire naturelle l'Empipe Chinois, II, pls. I—XXXIX.

Lydekker R., 1893. Horns and hoofs, London.—1915. Catalogue of the Ungulate Mammals in the British Museum, IV, London.

Mell R., 1922. Beiträge zur Fauna Sinica, I, Die Vertebraten Südchinas, Arch. f. Naturgesch., LXXXVIII, sect. A., 10.

Milne-Edwards M. A., 1868—1874. Recherches pour servir à l'histoire naturelle des Mammifères, Paris, pls. 1—105.
Osgood W. H., 1932. Mammals of the Kelley-Rooswelts and Delacour Asiatic Expeditions, Publ. Field Mus. Natur. Hist., zool. ser., 18, pls. 9—11.
Pocock R. Y., 1923. On the external characters of Elaphurus, Hydropotes, Pudu and other Cervidae, Proc. Zool. Soc., London.—1943. The large deer of British India, pt. II, III, J. Bombay Natur. Hist. Soc., 43, 44.
Pousargues M., 1896. Sur la faune mammologique du Setchuan, Bull. Mus. Hist. Natur., Paris, II, 1.
Sclater Ph., 1862. Note on the deer of Formosa, Proc. Zool. Soc., London.—1885. Cervulus crinifrons sp. nov., Proc. Zool. Soc., London, pl. I
Styan F., 1886. Cervulus crinifrons, Proc. Zool. Soc., London.
Swinhoe R., 1870. Catalogue of the Mammals of China (South of the River Yangtsze) and of the Island of Formosa, Proc. Zool. Soc., London.
Thomas O., 1892. On the mammalia in Burma and Tenasserim, Ann. Mus. Civ. Stor. Natur., Genova, X.
Thomas O. a. Doria A., 1889. Ann. Mus. Civ. Stor. Nat. Genova, ser. 2, VII.
Ward R., 1914. Records of Big Game, London.
Wilson E. H., 1913. A naturalist in western China, II, No. Y.

ON THE ARTIODACTYLA-FAUNA IN THE SOUTHERN PART OF YÜNNAN-PROVINCE (CHINA)

I. I. SOKOLOV

Zoological Institute of the Academy of Sciences of the USSR (Leningrad)

Summary

The results of working up a small collection of Artiodactyla gathered by the United Chinese-Soviet biological expedition in 1956 in the southern part of Yünnan-province are presented in the paper. The collection includes the following forms: Sus scrofa chirodonta Heude*, Muntiacus muntjak vaginalis (Bodd.), Muntiacus reevesi (Ogilby)*, Muntiacus (Procops) feae (Thomas et Doria)* and Cervus (Rusa) unicolor dejeani (Pousargues). The species marked with an austerisk are recorded for Yünnan for the first time

---

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXVI 1957 ВЫП. 11

К ФАУНЕ SCIURIDAE ЮЖНОЙ ЧАСТИ ПРОВИНЦИИ ЮНЬНАНЬ (КИТАЙ)

А. С. СТРОГАНОВА

Зоологический институт Академии наук СССР (Ленинград)

В интересах содружества и обмена опытом в научной работе Академией наук Китайской Народной Республики была передана в Зоологический институт АН СССР коллекция Sciuridae (67 экз. шкурок и черепов), соб-

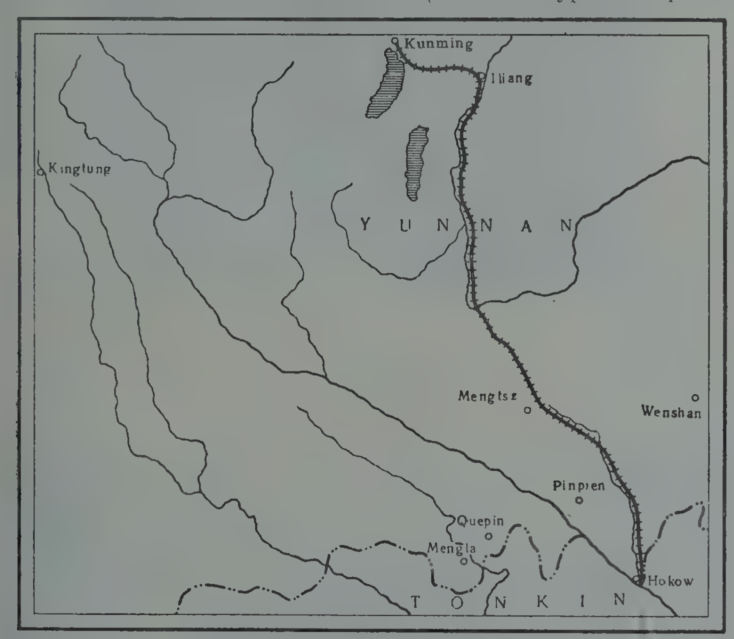


Рис. 1. Южная часть провинции Юньнань. Места сбора материала

ранная объединенной Китайско-Советской биологической экспедицией АН Китая и АН СССР в апреле — июле 1956 г. Точно этикетированный материал сопровождался краткими сведениями по биологии.

Результаты обработки коллекции приведены в настоящей статье. Географические названия даются в русской и английской транскрипции в связи с тем, что карты и литература с описанием форм рассматриваемой группы имеются лишь на английском языке (рис. 1). Фотографии сделаны участником экспедиции А. И. Ивановым. Пользуюсь случаем выразить сердечную благодарность аспиранту ЗИН АН СССР Джу-Динь (Китай) за консультацию и перевод на русский язык китайского текста, содержащего данные по биологии.

Исключительно большая географическая, индивидуальная и сезонная изменчивость Sciuridae, особенно рода Callosciurus, вызвала затруднения при определении видовой и подвидовой принадлежности юньнаньских белок. К тому же имеющиеся определительные таблицы Аллена (G. M. Allen, 1940) не включают всех белок Китая, а приводимые признаки в некоторых случаях не дают возможности разграничить отдельные формы. Это вызывает в дальнейшем необходимость более глубокого исследования фауны Китая, сбора коллекций в различных областях обширной территории Республики и составления определителей.

1. Callosciurus erythraeus hendeei Osgood, 1932

Callosciurus erythraeus hendeei Osgood, 1932, Field Mus. Publ., Zool., ser. XVIII : 270 (terra typica : Chapa, Tonkin).

Материал. Всего 12 экз.: 5 самок и 7 самцов. Шкурки и черепа. Место нахождения: Цзиньпин (Mengla) — 7 экз., Хоэкоу (Hokow) — 1 экз.; собраны в конце апреля 1956 г.; № 18, 26, 29, 50, 51, 52, 76, 146. Бинбянь (Pinpien) — 4 экз.; собраны в конце мая и в конце июня 1956 г.; № 97, 159, 167, 184.

Систематические заметки. Внешний облик белок соответствует в общих чертах описанию этого подвида, данному Осгудом (W. H. Osgood, 1932), из смежного района Вьетнама, Чапа (Chapa). Сравнительно крупные белки. Общий тон окраски верха темно-оливково-серый, с буроватым оттенком посредине спины; щеки, подбородок и наружная сторона ног более серые, чем верх тела; ступни черные; нижняя часть тела от подбородка и запястья до основания хвоста и ступни густого ржаво-коричневого цвета; срединно-брюшная полоса совершенно отсутствует; верхний наружный край уха желтовато-оранжевый; хвост черно-бурый с 4—5 кольцами, с черной кисточкой на конце длиной 40—90 *мм*.

При сравнении этой серии с экземплярами из Ассама (Северная Индия) Callosciurus erythraeus erythrogaster (C. e. nogarum) коллекций ЗИН АН СССР отмечается большое сходство в окраске, но у последних в области горла и верхней части груди наблюдается примесь серо-желтых тонов и имеется слабо заметная срединно-брюшная полоса. Ступни ног светлее, чем у C. e. hendeei. Уши менее яркие. Череп подобен черепам других подвидов.

Размеры взрослых экземпляров: длина тела и головы 220—240 *мм*, длина хвоста 190—230 *мм*, длина задней ступни 48—55 *мм*, длина уха 17—25 *мм*.

Сведения о распространении и биологии. Распространение этого подвида охватывает самую южную часть провинции Юньнань и северную часть Вьетнама. По наблюдениям экспедиции, белки обитают в горном тропическом влажном лесу выше 500 *м* над ур. м. (рис. 2 и 3). Избегают лесов, расположенных в долинах и ущельях. Ведут древесный образ жизни. Гнезда строят на ветвях деревьев и ползучих растений. Питаются преимущественно семенами различных Ficus, которые обильны в течение всего года. Сезонные изменения жизнедеятельности не изучены. У самцов с апреля по июль отмечено увеличение семенников. На шкурках самок, добытых в конце апреля 1956 г., ясно видны оттянутые соски, свидетельствующие о кормлении молодых.

До сих пор этот подвид для Китая указан не был. К этому же подвиду следует отнести белок, добытых в районе Давейшань и Бинбянь, хотя они и различаются в деталях окраски. У экземпляра из Давейшаня (№ 97) хвост окрашен подобно спине, но покрыт крупными черными пестринами; черная кисточка на конце хвоста отсутствует; уши менее яркие. Обитает в высокоствольном тропическом моховом лесу на высоте около 1300 *м* над ур. м. Белка наиболее активна утром и вечером. В августе и сентябре численность ее заметно возрастает. В это время она часто переселяется в леса, расположенные по долинам рек, где на опушках вредит Fagopyrum



Рис. 2. Тропический лес. Местообитания Callosciurus erythraeus
Фото А. И. Иванова



Рис. 3. Тропический лес. Местообитания Callosciurus erythraeus
Фото А. И. Иванова

esculentium. Она поедает также орехи Castanopsis sp. и Pasamia sp. У самцов в июне — июле семенники были заметно увеличены.

Три экземпляра из Бинбяня (№ 159, 167, 184) имеют более темную общую окраску, без буроватого оттенка на спине; концевые волосы хвоста очень длинные — 70—90 *мм*, черные или черно-бурые с белыми или светло-желтыми концами, что создает впечатление светлой кисточки. По этому признаку они близки к C. e. castaneiventris с острова Хайнань. У одного экземпляра на груди имеется едва заметная серовато-желтая линия. Белки обитают в бамбуково-древесном лесу вторичного происхождения в зоне влажного тропического леса, на высоте около 1100 *м* над ур. м. По образу жизни схожи с другими белками этого подвида.

2. Callosciurus erythraeus michianus Robinson and Wroughton, 1911

Sciurus castaneiventris michianus Robinson and Wroughton, 1911, J. Fed. Malay States Mus., IV : 234, (terra typica: Meechee, Junnan) — Sciurus castaneiventris haemobophes G. Allen, 1912, Proc. Biol. Soc. Washington 25 : 177 (terra typica: Chinping, South-Eastern Junnan, China).

Материал. Всего 9 экз.: 3 самки и 6 самцов. Шкурки и черепа. Место нахождения: Цзиндун (Kintung) — 8 экз., Куньмин (Kunming) — 1 экз.; собраны в второй половине июня — начале июля 1956 г.; № 216, 314, 316, 317, 318, 321, 322, 323, 324.

Систематические заметки. Белки заметно мельче, чем относящиеся к предыдущему подвиду. Значительно короче хвост, меньше ухо. По окраске спины серия из Цзиндуна однородна, общий тон ее оливково-серый с мелкими желтоватыми пестринами; бока несколько светлее спины; хвост такой же окраски, как спина, но с выраженными черными и желто-охристыми кольцами на отдельных волосках; на конце небольшая кисточка темно- или черно-бурого цвета. Ухо имеет оранжевый оттенок, но не яркое и не выделяется резко на общем фоне. Нижняя часть тела тускло-ржаво-коричневая; подбородок и грудь серовато-желтые, у некоторых экземпляров эта окраска простирается до середины брюха в виде расплывчатой срединной линии. Лапы черные с буроватой исчерченностью. Принадлежность этих белок к C. e. michianus не вызывает сомнения.

Экземпляр из Кунмина (№ 216) отличается от белок из Цзиндуна более светлым тоном окраски спины и брюха. В окраске спины преобладают оливково-желтые тона; бока заметно светлее спины; уши более яркие; лапы черно-серо-желтоватые; хвост у́же; брюхо светло-каштановое с рыжеватым оттенком. По этим признакам вид приближается к C. e. gloveri, но наличие желтовато-серого тона в окраске горла и в верхней части груди, простирающегося до середины брюха в виде расплывчатой срединной линии, дает основание отнести его к C. e. michianus. При сравнении этого экземпляра с белками из Сычуани (Szechwan) коллекций ЗИН АН СССР обнаруживаются сходство в окраске верха тела и различия в окраске брюшной стороны шкурки. У последних она ржаво-коричневая от подбородка до основания хвоста, без признаков другой окраски в области горла и груди.

Размеры взрослых экземпляров: длина тела и головы 210—230 *мм*, длина хвоста 170—200 *мм*, длина задней ступни 48—52 *мм*, длина уха 18—21 *мм*.

Сведения о распространении и биологии. Область распространения этого подвида соответствует в общих чертах границам, указанным Алленом (1940, p. 627), но должна быть несколько расширена в юго-западном направлении.

Белки обычно селятся в лесах вторичного происхождения, но часто встречаются близ жилья, а иногда и в селениях. Наиболее активны утром и вечером, но появляются также в середине дня. Зимой поедают злаки, в теплый период года — овощи, различные бахчевые культуры, а

также насекомых. Самка, убитая в середине июня, имела два эмбриона на последней стадии развития. На шкурках других двух самок, убитых в это же время, ясно видны оттянутые соски. Самцы имели сильно увеличенные семенники.

3. Callosciurus pygerythrus imitator Thomas, 1925

Callosciurus imitator Thomas, 1925, Proc. Zool. Soc. London: 502 (terra typica: Thai-nien, Tonkin).

Материал. Всего 33 экз.: 14 самок и 19 самцов. Шкурки и черепа. Место нахождения: Цзиньпин — 25 экз., Хоэкоу — 5 экз., Бинбянь — 3 экз.; собраны со второй половины апреля до середины июня; № 7, 8, 10, 12, 17, 19, 20, 23, 31, 36, 37, 38, 39, 40, 44, 53, 54, 60, 73, 75, 77, 78, 80, 82, 83, 88, 94, 123, 124, 125, 126, 147, 168.

Систематические заметки. Белки меньших размеров, чем предыдущий вид. Различия в окраске представленной серии очень незначительны. Общий тон окраски верха оливково-серый с буроватым оттенком; бока обычно несколько светлее спины; хвост длинный, узкий, окрашен, как спина, на конце черная или черно-бурая небольшая кисточка; морда более темно-оливково-серая; нижняя часть от подбородка и запястья до основания хвоста и ступни — пепельно-серая; срединно-брюшной полосы нет; ухо окрашено так же как и спина, и не выделяется на общем фоне. Лапы черновато-серые, с желтоватой исчерченностью.

При сравнении черепов этого вида с черепами C. erythraeus и C. caniceps отмечаются значительно меньшие общие размеры первого, особенно в межглазничной области. Межглазничная ширина составляет обычно около одной трети общей длины черепа, которая в подавляющем большинстве меньше 50 *мм*. Это совпадает с указаниями Эллермана (J. R. Ellerman, 1949, v. III, p. 16). Однако встречаются черепа с общей длиной до 51,2 *мм* и межглазничной шириной 19—20 *мм*, что указывает на близость этого вида к C. caniceps; к тому же имеется большое сходство в окраске обоих видов.

Этот вид для фауны Китая достоверно не был отмечен; Эллерман и Морисон-Скотт (J. R. Ellerman a. T. C. S. Morrison-Scott, 1951, p. 488) на основании исследования нескольких черепов предполагают, что C. pygerythrus Styani имеется на юго-востоке Китая.

Размеры взрослых экземпляров: длина тела и головы — 200—230 *мм*, длина хвоста 190—220 *мм*, длина задней ступни 43—50 *мм*, длина уха 18—23 *мм*. Общая длина черепа 48—49,6 *мм*, в отдельных случаях 50—51 *мм* кондилобазальная длина черепа 46,0—48,8 *мм*, скуловая ширина 30,1—31,6 *мм*, ширина межглазничного промежутка 15,7—17,5 *мм* (в двух случаях 19—20 *мм*), альвеолярная длина верхнего зубного ряда 10,1—10,6 *мм*.

Сведения о распространении и биологии. Границы распространения этого вида, приводимые Эллерманом и Морисон-Скоттом, охватывают Тонкин, Аннам и Лаос. На основании наших данных, они должны быть расширены к северу, включая южную часть провинции Юньнань.

Вид населяет тропические и субтропические леса по долинам рек, в противоположность C. erythreus hendeei, которая избегает долин и ущелий (рис. 4). Гнезда устраивает в кроне деревьев и ветвях ползучих растений. Питается семенами различных Ficus и фруктами, в том числе повреждает ананасы. Поедает также насекомых. Вредит фруктовым садам по долинам рек. Наиболее активна утром и вечером, реже появляется днем. Численность белок в тропическом лесу сравнительно выше, чем в других стациях. У самцов с апреля по июль 1956 г. семенники были заметно увеличены. На шкурках взрослых самок, добытых в это время, ясно обозначены оттянутые соски.

4. Callosciurus (Tamiops) swinhoei hainanus Allen, 1906

Tamiops macclellandi hainanus J. Allen, 1906, Bull. Amer. Mus., 22 : 476 (terra typica: Lei-Mui-Mon, Hainan). — Tamiops macclellandi riodoni J. Allen, 1906, Bull. Amer. Mus., 22 : 477 (terra typica: Riodon, Hainan).

Материал. Всего 10 экз.: 2 самки и 8 самцов. Шкурки и черепа. Место нахождения: Цзиньпин — 7 экз., Бинбянь — 3 экз.; собраны во второй половине апреля и в конце мая; № 13, 16, 25, 33, 34, 46, 48, 95, 102, 103.

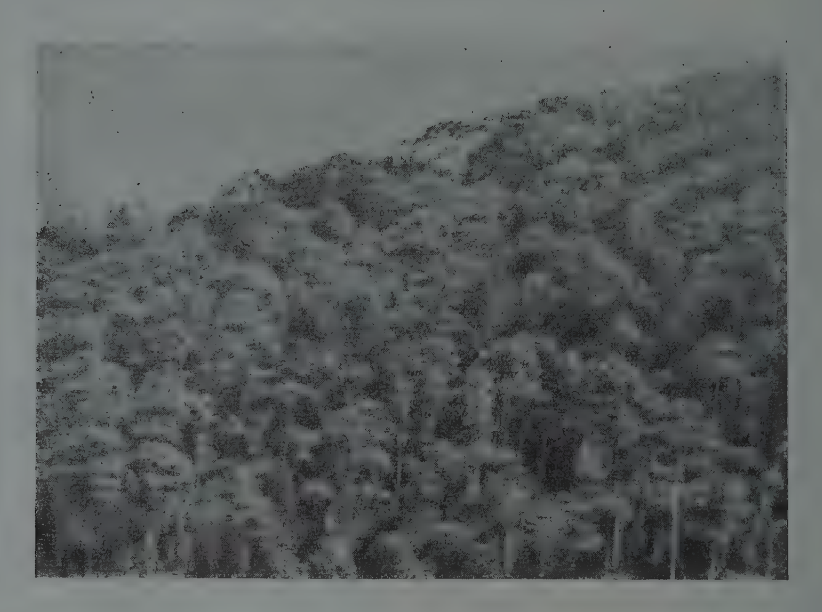


Рис. 4. Субтропический лес. Местообитания Callosciurus pygerythrus
Фото А. И. Иванова

Систематические заметки. Систематика подрода Tamiops в связи с его большой географической, индивидуальной и сезонной изменчивостью очень сложна и запутана. В настоящее время на основании отличий в размерах и окраске зверьков различают два вида: C. macclellandi и C. swinhoei.

Отсутствие соединения подглазничной полосы с боковой светлой полосой на плече, беловатая или белая со слабым охристым оттенком окраска брюшной стороны, а также расплывчатость рисунка спины дает основание отнести серию наших белок из южной части Юньнани к C. swinhoei. Следует отметить, что мелкие размеры зверьков сближают их с C. macclellandi.

Внешний облик и размеры зверьков в общих чертах соответствуют описанному Алленом C. s. hainanus (1940, p. 683) с острова Хайнань. Однако имеются и отличия.

Общий тон окраски верхней стороны тусклый, буровато-серый, с нерезко выраженным рисунком полос, за исключением 3 экз., которые имеют более яркую буровато-охристую окраску с ясно выраженной срединной черной полосой и светло-желтыми боковыми полосами. У других экземпляров срединная полоса на спине выражена очень слабо или совершенно незаметна; светлые боковые полосы имеются, но у некоторых экземпляров они расплывчатые; внутренние светлые полосы буровато-охристые или буровато-серые, также в большинстве случаев расплывчатые или совсем незаметные. Срединная темная полоса начинается на уровне плеч и кон-

чается на уровне крестца, не доходя до основания хвоста. Боковые светлые полосы обычно начинаются несколько впереди темной срединной полосы, постепенно сужаются и кончаются, не доходя до основания хвоста. Боковые теменные полосы в большинстве случаев выражены слабо. Лобно-теменная часть серовато-охристая, шея более серая. Уши черные с белыми маленькими кисточками. Брюшная сторона беловатая или белая с охристым оттенком. Хвост узкий, длинный, состоит из волос с двумя черными поясами, разделенными охристым промежутком.

При сравнении данной серии с экземплярами C. swinhoei коллекций ЗИН АН СССР из горного района Гуанси (Kwangsi) последние отличаются более крупными размерами и яркой, с выраженным рисунком, окраской спины.

Размеры взрослых экземпляров: длина тела и головы 113—125 *мм*, длина хвоста 95—114 *мм*, длина задней ступни 25—28 *мм*, длина уха 11—15 *мм*. Общая длина черепа 32,0—33,5 *мм*, кондилобазальная длина черепа 29,0—30,5 *мм*, скуловая ширина 20,0—20,2 *мм*, ширина межглазничного промежутка 11,5—12,5 *мм*.

Сведения о распространении и биологии. Аллен (1940) для изучаемой территории Юньнаня не приводит данного вида. Для этой части провинции Юньнань автором указан C. macclellandi inconstans, который объединенной Китайско-Советской экспедицией в 1956 г. здесь не был найден. C. swinhoei hainanus Аллен дает для о. Хайнань и предполагает его наличие в северной части Вьетнама. В районе Цзиньпина, Бинбяня и Хоэкоу зверьки обитают в тропическом и субтропическом лесу и кустарниках. Ведут преимущественно древесный образ жизни. Гнезда устраивают в корне деревьев. Наиболее активны утром и вечером; реже встречаются днем. Питаются плодами и насекомыми. В период созревания орехов Castanopsis sp. и Pasamia sp. белки собираются в большом количестве на богатых орехами участках и уничтожают урожай. В горных лесах (выше 1800 *м* над ур. м.) по опушкам они вредят Fagopyrum esculentium.

По внешним признакам самцы в период апреля — мая были в состоянии половой активности.

5. Dremomys rufigenis ornatus Thomas, 1914

Dremomys rufigenis ornatus Thomas, 1914, J. Bombay. Nat. Hist. Soc., 23 : 26 (terra typica: Mongtze, Junnan).

Материал. Всего 3 экз.: 2 самки и 1 самец. Шкурки и черепа из Цзиньпина, собранные во второй половине апреля; № 0014, 0041, 0043.

Систематические заметки. Верх тела имеет буроватую окраску с рыжеватой исчерченностью, образованной кольцами дистальной части остевых волос; щеки и передняя часть морды охристого цвета; позади ушей небольшое светло-желтое пятно; хвост сверху черно-бурый, с беловатыми концами и светлым кольцом посредине волос, снизу посредине — от основания до конца — охристый; горло, грудь и внутренняя сторона задних ног желтоватые; брюхо и внутренняя сторона передних ног белые с желтоватым оттенком. По внешнему облику схожи с белками, описанными Осгудом (1932) из северной части Тонкина и Лаоса. По окраске близки также к экземпляру из Корина коллекции ЗИН АН СССР.

Размеры взрослых экземпляров: длина тела и головы 218—220 *мм*, длина хвоста 150—160 *мм*, длина задней ступни 49—50 *мм*, длина уха 23, 26 *мм*. Общая длина черепа 55,0—55,2 *мм*, кондилобазальная длина черепа 49,5, 50,0 *мм*, скуловая ширина 30,4 *мм*, ширина межглазничного промежутка 16,2—16,5 *мм*.

Сведения о распространении и биологии. Кроме Юньнани, распространены в северной части Тонкина и Лаоса. В южной

части Юньнани обитают в тропических и субтропических лесах, преимущественно по долинам рек (рис. 5). По образу жизни близки к Calloscіu-



Рис. 5. Субтропический лес. Местообитания Dremomys rufigenis
Фото А. И. Иванова

rus pygerythrus imitator, с которой живут в одних стациях. Численность этой белки, в противоположность C. p. imitator, обычно очень низкая.

Литература

Allen G. M., 1940. The mammals of China and Mongolia, New York, 2.
Ellerman, J. R., 1940. The families and genera of living rodents, London, I. — 1949. The families and genera of living rodents, London, III.
Ellerman J. R. a. Morrison-Scott T. C. S., 1951. Checklist of Palearctic and Indian mammals 1758 to 1946, London.
Osgood W. H., 1932. Mammals of the Holley-Roosevelts and Delacour Asiatic expeditions, Field, Mus. of Nat. Hist., Zool., XVIII, 10.

ON THE SCIURIDAE-FAUNA IN THE SOUTHERN PART OF YÜNNAN-PROVINCE (CHINA)

A. S. STROGANOVA

Zoological Institute of the Academy of Sciences of the USSR (Leningrad)

Summary

The results of working up the collection of 67 exemplars gathered by the United Chinese-Soviet biological expedition of the Academia Sinica and Academy of Sciences of the USSR in April — July 1956 in the southern part of Yünnan-province are presented in the paper.

The collection includes the following species: 1) Callosciurus erythraeus hendeei Osgood, 1932—this species has not been hitherto recorded for China; 2) Callosciurus erythraeus michianus Robinson and Wroughton, 1911; 3) Callosciurus pygerythrus imitator Thomas, 1925—this species has not been trustworthy recorded for China; 4) Callosciurus (Tamiops) swinhoei hainanus Allen, 1906; 5) Dremomys rufigenis ornatus Thomas, 1914.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXVI 1957 ВЫП. 11

ЗОЛОТИСТЫЙ ХОМЯК (MESOCRICETUS AURATUS WATERHOUSE) КАК ПОТЕНЦИАЛЬНЫЙ ОКОНЧАТЕЛЬНЫЙ ХОЗЯИН ВООРУЖЕННОГО ЦЕПНЯ (TAENIA SOLIUM)

В. Г. ГНЕЗДИЛОВ

Кафедра общей биологии и паразитологии им. акад. Е. Н. Павловского Военно-медицинской ордена Ленина академии им. С. М. Кирова (Ленинград)

Облигатным промежуточным хозяином вооруженного цепня Taenia solium, как известно, является свинья, но факультативными хозяевами бывают человек, собака, кошка, дикий кабан, а в условиях эксперимента — морские свинки и обезьяны (Macacus cynomoglus).

Об окончательных хозяевах вооруженного цепня известно, что в ленточной стадии этот паразитический червь бывает только в тонком кишечнике человека, что считается ярким примером крайней степени адаптации паразита к своему хозяину. Поэтому человек признается специфическим хозяином T. solium в ленточной его стадии.

До сих пор никому еще не удалось показать способность вооруженного цепня развиваться в организме других видов животных, в том числе и у наиболее родственных человеку антропоидных обезьян. Отмечаемые особенности позволили отнести вооруженного цепня к паразитам, строго специфичным в отношении хозяев.

Опыты акад. Е. Н. Павловского и В. Г. Гнездилова (1939) вскрыли широкие адаптивные свойства плероцеркоидов лентеца широкого в отношении возможности их миграции и жизни у многих видов земноводных, рептилий, которые, как показали эксперименты, могут в условиях опыта сделаться потенциальными промежуточными хозяевами лентеца широкого.

Дальнейшая разработка вопроса о потенциальных хозяевах ленточных червей вскрыла новые факты, касающиеся уже их возможных окончательных хозяев.

Так, экспериментами В. Г. Гнездилова (1956) показано, что золотистого хомяка (Mesocricetus auratus) можно сделать окончательным хозяином лентеца широкого. При экспериментальном заражении хомяков плероцеркоидами последние развиваются на 13—15-й день после заражения в половозрелых лентецов широких. В естественных условиях хомяк не бывает и не может быть окончательным хозяином лентеца, ибо этот грызун не питается рыбой. Однако в экспериментальных условиях хомяк может стать хозяином ленточной формы лентеца широкого, который может жить в нем в половозрелом состоянии по меньшей мере до 70 дней (не предельный срок наиболее продолжительного опыта).

Продолжая разрабатывать вопрос о становлении потенциальных хозяев ленточных червей из числа необычных животных, автор решил экспериментально проверить возможность развития финок Cysticercus cellulosae в ленточную форму в некоторых видах животных.

Для опыта были взяты кролики, морские свинки и хомяки (Mesocricetus auratus Waterhouse). Этим животным скармливалось per os различное количество финок вооруженного цепня, взятых из свежего свиного мяса.

Кролики и морские свинки не заразились. Проведенные в то же время (в декабре 1956 и в феврале 1957 гг.) экспериментальные заражения хомяков увенчались успехом.

Хомяки заражались финками, находившимися в мясе в течение 48 час. после убоя свиньи. Количество скармливаемых отдельным хомякам финок колебалось от 2 до 100 экз. После заражения животных выдерживали некоторое время под стеклянным колпаком, чтобы убедиться, не будут ли выброшены финки обратно. Хомяков кормили пшеничным хлебом, молоком, свеклой. Всего был подвергнут заражению 31 хомяк. Длительность опытов колебалась от 2 до 65 дней.

При вскрытии подопытных хомяков тщательно просматривались под лупой содержимое и слизистые стенки тонкого кишечника от желудка до слепой кишки. Ленточные черви обычно даже мелких размеров обнаруживались при просмотре вскрытого тонкого кишечника уже невооруженным глазом. Как правило, они находились в задней, либо в средней трети тонкого кишечника. Обычно цепни лежали в просвете кишечника кучно. Иногда при более сильном развитии они просвечивали сквозь стенку тонкого кишечника. Из 31 хомяка, подвергнутого заражению, у 14 хомяков (45,1%) были обнаружены вооруженные цепни в разной степени развития (см. таблицу).

Хотя подопытные хомяки находились в одинаковых условиях, у большинства из них вооруженные цепни, как видно из таблицы, не развились.

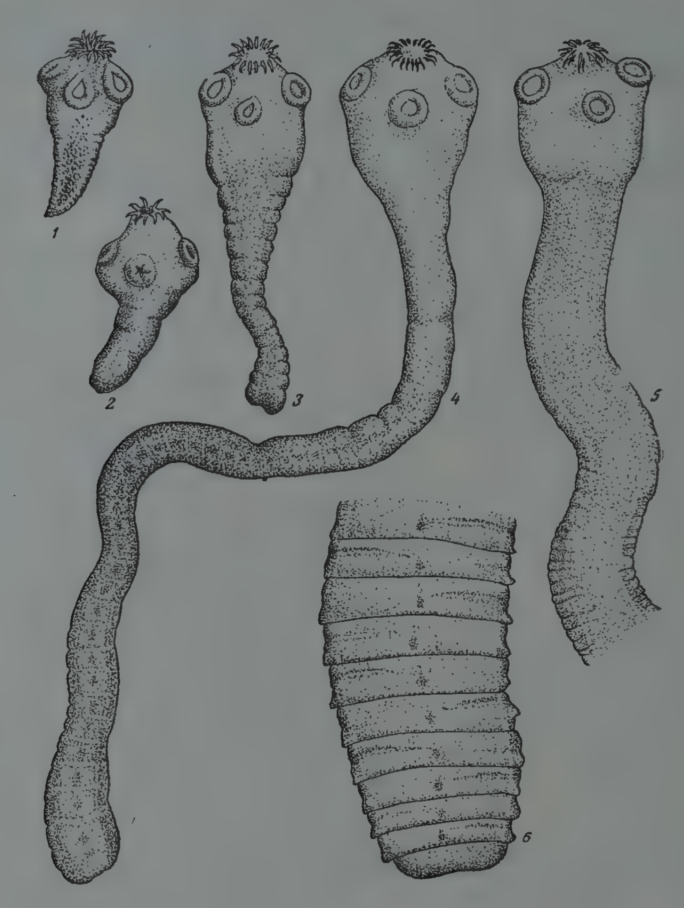
Результаты заражения хомяков (Mesocricetus auratus) финками вооруженного цепня (T. solium)

№ хомяка	Число скормленных финок	Длительность опыта в днях	Число цепней, обнаруженных на вскрытии	Длина цепней в *см*	Число развившихся цепней по отношению к числу введенных финок в %	№ хомяка	Число скормленных финок	Длительность опыта в днях	Число цепней, обнаруженных на вскрытии	Длина цепней в *см*	Число развившихся цепней по отношению к числу введенных финок в %
7	10	10	6	1.5—2,5	60	23	50	34	9	0,2—1,5	18
8	10	23	5	3,0—6,0	50	24	50	48	—	—	—
9	10	2	9	0,25	90	25	100	45	—	—	—
10	10	5	8	0,5—0,75	80	26	2	35	—	—	—
11	10	30	3	1,0—6.0	30	27	2	65	—	—	—
12	10	40	4	3,0—10,0	40	28	2	35	—	—	—
13	10	60	—	—	—	29	50	50	1	0,2	2
14	10	60	—	—	—	37	25		13	—	—
15	5	5	1	0,4	20	38	25	18	1	0,3	4
16	5	33	—	—	—	39	25	25	—	—	—
17	5	45	—	—	—	40	25	30	—	—	—
18	5	48	—	—	—	41	25	47	—	—	—
19	25	35	20	1,0—15.0	80	42	10	40	—	—	—
20	25	32	15	0,5—20.0	60	43	10	52	—	—	—
21	25	60	4	0,2—0,4	16	44	10	50	—	—	—
22	50	3	22	0,2	44						

В опытах с положительным результатом введенные финки развились различно. Из числа введенных финок в ленточных червей превратились от 2 до 90%. Степень развития стробил варьировала в широких пределах и далеко не всегда в прямой связи с длительностью опытов (см. рисунок). Так, в опытах № 21, 29 и др., длительность которых составляла 50 и 60 дней, обнаружены лишь единичные неразвившиеся цепни, по существу на стадии головки. Однако в других опытах (№ 19, 20), продолжавшихся 32—35 дней, длина обнаруженных цепней колебалась от 0,2 до 20 *см;* в части опытов отмечалась как бы прямая связь между размерами цепней и продолжительностью их развития у подопытных хомяков.

На 2—3-й день после заражения пузырь финки обычно уже полностью переваривался. Сами цепни (по существу только в стадии головки) в со-

кращенном состоянии имели треугольную форму, длина их составляла 0,2 *см*. На 5-й день они достигали длины 0,4—0,7 *см*; на переднем конце удлиненного червеобразного тела виднелась утолщенная головка, в задней же части намечались перетяжки стробилы. У живых червей с активной подвижностью головок и стробилы при сдавливании отчетливо просвечивали четыре канала выделительной системы, начиная от головки до заднего конца паразита. На 10-й день длина цепней составляла 1,5—2,5 *см*, на 23-й день — 3—6 *см*, на 30—35-й день отдельные особи достигали максимальной длины — 20 *см*.



Вооруженный цепень (Taenia solium) в кишечнике экспериментально зараженных хомяков (Mesocricetus auratus Waterhouse)
1 — на 2-й день после заражения, *2* — на 3-й день, *3* — на 5-й день, *4* — на 10-й день, *5* и *6* — на 20-й день (головной и задний концы стробилы)

У наиболее длинных цепней отмечалась явственная сегментация стробилы. Число члеников у некоторых экземпляров превышало 200. В проглоттидах наблюдалось уже развитие семявыносящих путей, вагины и зачатка матки. Однако яичники и желточники ни у одного из исследованных экземпляров не были развиты. Головки с присосками и крючьями — типичные для вооруженного цепня, число крючьев — 24—28, длина крупных крючьев — 160—180 μ, мелких — 120 μ.

Таким образом, опыты заражения хомяков финками вооруженного цепня (T. solium) совершенно достоверно показали возможность развития последних в кишечнике хомяков, которые, следовательно, могут счи-

таться потенциальными окончательными хозяевами вооруженного цепня. Хотя в поставленных опытах у цепней не наблюдалось полного развития полового аппарата, все же полученные результаты уже сейчас указывают на целесообразность поисков возможных хозяев ленточных червей для разъяснения существенного теоретического вопроса о действительной специфичности паразитизма облигатных видов паразитов и об эволюции паразитизма как весьма распространенного явления обитания животных паразитов в человеке и в животных.

Литература

Гнездилов В. Г., 1957. Хомяк (Mesocricetus auratus) как потенциальный окончательный хозяин лентеца широкого (Diphyllobotrium latum L.), Тезисы докл. 9-го совещ. по паразитол. проблемам, АН СССР.

Киршенблат Л. Д., 1949. К гельминтофауне закавказского хомяка (Mesocricetus auratus Water.), Уч. зап. Ленингр. гос. ун-та им. Жданова, серия биол., вып. 19.

Павловский Е. Н. и Гнездилов В. Г., 1939. Экспериментальное исследование над плероцеркоидами лентеца широкого в связи с вопросом о круге их потенциальных хозяев, Тр. Воен.-мед. акад., т. XIX.

MESOCRICETUS AURATUS WATERHOUSE AS THE POTENTIAL DEFINITIVE HOST OF THE TAPE WORM TAENIA SOLIUM

V. G. GNEZDILOV

Acad. E. N. Pavlovsky Chair of General Biology and Parasitology, S. M. Kirov Military Medical Academy (Leningrad)

Summary

An experimental infection of Mesocricetus auratus Waterhouse with the cysticercs—Cysticercus cellulosae of the tape worm Taenia solium has been carried out. Duration of the experiments from 2 to 65 days. In many of the infected animals immature T. solium with the length of strobilae attaining 1 to 20 cm. have been developed. No specimens with mature genital organs have been observed.

The study of the potential definitive hosts of the tape worms is required for the deeper understanding of the biology of the parasites and of the parasitism evolution.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXVI 1957 ВЫП. 11

ОПЫТ ЗАРАЖЕНИЯ ЗОЛОТИСТЫХ ХОМЯКОВ TRICHOMONAS VAGINALIS DONNÉ, 1836

Б. В. ВЕРШИНСКИЙ

Кафедра общей биологии и паразитологии им. акад. Е. Н. Павловского Военно-медицинской ордена Ленина академии им. С. М. Кирова (Ленинград)

Экспериментальная инвазия влагалища Trichomonas vaginalis была получена только у обезьян Macacus rhesus.

Попытки заражения мочеполового тракта других животных были безуспешны. Сводка работ по этому вопросу дается Трасселом (R. E. Trussel, 1947). В доступной иностранной литературе удалось найти только одну работу о влагалищном заражении мелких лабораторных животных — статью Уленгута и Шонгерра (P. Uhlenhuth u. K. E. Schoenherr, 1955), использовавших для этой цели золотистого хомяка (Mesocricetus auratus Waterhouse).

Учитывая теоретический и практический интерес создания экспериментальной модели, было решено поставить опыты по заражению золотистого хомяка Trichomonas vaginalis.

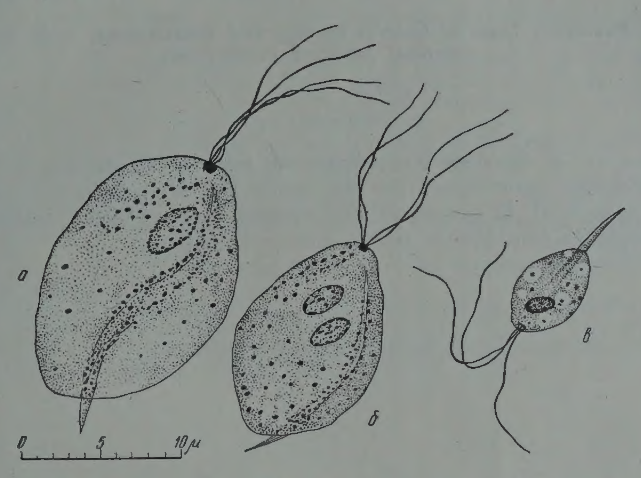
Методика. Опыт проводился с двумя сериями самок: первая серия — 12 животных в возрасте 3 недель, вторая серия — 10 животных в возрасте 3,5 месяца. Предварительно хомяки были обследованы на наличие спонтанной зараженности влагалища трихомонадами. Нажатием пальцев из влагалища выдавливалась слизисто-эпителиальная пробка, после чего область полового и заднепроходного отверстия протиралась спиртом и сухой ватой. При помощи тонко оттянутой пипетки мы вводили во влагалище физиологический раствор; полученный смыв отсасывали и исследовали под микроскопом в нативных препаратах. Перед заражением ни у одного животного трихомонад во влагалище найдено не было.

Заражение производилось безбактериальной культурой T. vaginalis. Трихомонады культивировались на среде следующего состава: модифицированный раствор Рингера ($NaCl$ — 0 54 *г*, KCl, $CaCl_2$, $NaHCO_3$—по 0,09 *г*, воды — 900 *мл*), солянокислого цистеина (1,5 *г*), агара (1,1 *г*), пептона (20,0 *г*), мальтозы (4,0 *г*), печеночного экстракта (20 *мл* и человеческой сыворотки (1 : 10). Для уничтожения сопутствующей микрофлоры в первых двух пересевах к среде добавлялись пенициллин и стрептомицин в количестве 2500 ед. на 1 *мл* среды. Отсутствие микрофлоры контролировалось обычными бактериологическими методами. Культура вводилась во влагалище двукратно с суточным перерывом. Расчетным путем количество вводимых трихомонад определяется приблизительно в 30 тыс. на одно заражение (более точное определение не представляется возможным ввиду частичного вытекания культуры из влагалища). Заражение животных первой серии производилось штаммом № 2 (получен от больной Ф., 35 лет, диагноз — трихомонадный кольпит), животных второй серии — штаммом № 3 (больная Ч., 41 год, диагноз — гранулезный трихомонадный кольпит, эрозия шейки матки).

Начиная с 4—6-го дня после заражения, производились контрольные исследования; смывы из влагалища изучались под микроскопом в нативных препаратах. Кроме того. из влагалищного секрета готовились постоянные препараты, окрашенные железным гематоксилином по Гейденгайну. Производилась биометрия трихомонад в нативных препаратах из влагалищного смыва

Результаты работы. Наличие простейших в смывах из влагалища отмечалось уже ко времени первого контрольного исследования. Из 12 животных первой серии заразились девять. Трем сам-

кам, у которых заражения не наступило, был введен смыв из влагалища заразившихся хомяков. У одной из них после этого трихомонады обнаруживались в течение 2 недель, а две оказались невосприимчивыми и к этому заражению. Из 10 животных второй серии заразились четыре. Остальным шести был введен смыв из влагалища заразившегося хомяка. В результате повторного заражения T. vaginalis привился еще у трех животных. Интенсивность инвазии была невысока — в поле зрения микроскопа при среднем увеличении отмечалось 0—1—3 трихомонады. Каких-либо патологических симптомов, связанных с наличием T. vaginalis во влагалище животных, отметить не удалось. При гистологическом исследовании серии срезов из влагалища одного животного патологических изменений обнаружено не было.



Трихомонады из влагалища хомяков. Окраска железным гематоксилином по Гейденгайну
Объяснения см. в тексте

Длительность инвазии колебалась от 2 недель до нескольких месяцев (наблюдения продолжаются). Трихомонады, по-видимому, не просто переживали во влагалище зараженных животных, но и размножались там, о чем свидетельствуют колебания в численности их, а также обнаружение в препарате влагалищного секрета, окрашенном железным гематоксилином, экземпляра с разделившимся ядром (рис. *б*).

Биометрия T. vaginalis из влагалищного смыва показала колебание размеров тела от 8 до 16 μ при M = 11,1 μ.

Связи между исчезновением T. vaginalis и появлением спонтанно присущих хомякам трихомонад, о которых упоминают Уленгут и Шонгерр, в опытах отметить не удалось; описание этих трихомонад у названных авторов очень неполное. Нами у двух животных во влагалище были обнаружены мелкие (6—7 μ по данным измерений 10 экз.), чрезвычайно подвижные жгутиконосцы, обладающие ундулирующей мембраной, детали строения которой изучить не удалось. По размерам и строению они резко отличаются от T. vaginalis из влагалищного секрета экспериментально зараженного хомяка (рис. *а*), обладая только тремя жгутами, далеко выдающимся на заднем конце тела аксостилем, наличием вакуолей в цитоплазме (рис. *в*).

Золотистый хомяк может быть использован в качестве экспериментальной модели для изучения биологии T. vaginalis и химиотерапии трихомонозов.

Литература

Trussel R. E., 1947. Trichomonas vaginalis and trichomoniasis, Springfild.
Uhlenhuth P., Schoenherr K. E., 1955. Untersuchungen über die Übertragungsmöglichkeiten verschiedener Trichomonadenarten auf kleine Versuchstiere. Zschr. Immunitätsforsch. u. exp. Therapie, 112, Nr. 1.

EXPERIMENT ON THE INFECTION OF MESOCRICETUS AURATUS WITH TRICHOMONAS VAGINALIS DONNÉ, 1836

B. V. VERSHINSKY

Acad. E. N. Pavlovsky Chair of General Biology and Parasitology, S. M. Kirov Military Medical Academy (Leningrad)

Summary

After the test on the absence of spontaneous infection, the females of Mesocricetus auratus Waterhouse were infected into the vagina with the bacteria-free culture of Trichomonas vaginalis. Of 22 animals 17 were invaded. Duration of the invasion fluctuated from two weeks to some months (observations are going on).

CONTENTS

Т-08997 Подписано к печати 10/XI 1957 г. Тираж 2900 экз. Зак. 3389
Формат бумаги $70\times108^{1}/_{16}$. Бум. л. 5,5. Печ. л. 5,07+3 вкл. Уч.-изд. л. 16,0
2-я типография Издательства Академии наук СССР. Москва, Шубинский пер., 10

Цена 15 руб.

ОТКРЫТА ПОДПИСКА

на журналы

АКАДЕМИИ НАУК СССР НА 1958 год

Название журнала	Количество номеров в год	Годовая подписная цена (в рублях)
Автоматика и телемеханика	12	108
Акустический журнал	4	36
Астрономический журнал	6	90
Биофизика	6	72
Биохимия	6	90
Ботанический журнал	12	180
Вестник Академии наук СССР	12	96
Вестник древней истории	4	96
Вопросы языкознания	6	72
Геохимия	8	72
Доклады Академии наук СССР (без папок)	36	360
Доклады Академии наук СССР (с 6 коленкоровыми папками с тиснением)	36	384
Журнал аналитической химии	6	72
Журнал высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова	6	90
Журнал научной и прикладной фотографии и кинематографии	6	45
Журнал неорганической химии	12	270
Журнал общей биологии	6	45
Журнал общей химии	12	270
Журнал прикладной химии	12	180
Журнал технической физики	12	225
Журнал физической химии	12	270
Журнал экспериментальной и теоретической физики	12	288
Записки Всесоюзного минералогического общества	6	72
Зоологический журнал	12	180
Известия Всесоюзного географического общества	6	54
Исторический архив	6	90
Исторический архив в переплете	6	99
История СССР	6	72
Коллоидный журнал	6	72
Кристаллография	6	72
Математический сборник	12	144
Микробиология	6	72
Новая и новейшая история	6	60
Оптика и спектроскопия	12	144
Почвоведение	12	144
Приборы и техника эксперимента	6	72
Прикладная математика и механика	6	81
Природа	12	84
Радиотехника и электроника	12	144
Русская литература	4	40
Советская археология	4	100
Советская этнография	6	108
Советское востоковедение	6	72
Советское государство и право	12	144
Современный Восток	12	36
Теория вероятностей и ее применения	4	45
Успехи математических наук	6	96
Успехи современной биологии	6	48
Успехи физических наук	12	144
Успехи химии	12	96
Физика металлов и металловедение	6	150
Физиологический журнал СССР им. И. М. Сеченова	12	108
Физиология растений	6	54
Энтомологическое обозрение	4	90
Известия Академии наук СССР:		
Отделение литературы и языка	6	54
Отделение технических наук	12	180
Отделение химических наук	12	126
Серия биологическая	6	72
Серия географическая	6	90
Серия геологическая	12	144
Серия геофизическая	12	144
Серия математическая	6	81
Серия физическая	12	144
Реферативный журнал, серии:		
Астрономия и геодезия	12	115.20
Биология (сводный том) *	24	691.20
География (сводный том) *	12	288
Геология (сводный том) *	12	288
Математика	12	172.80
Машиностроение (сводный том) *	24	734.40
Металлургия (сводный том) *	12	504
Механика	12	172.80
Физика	12	360
Геофизика	12	115.20
Химия (сводный том) *	24	756
Биологическая химия	24	216
Электротехника	24	480

Примечание. Серии Реферативного журнала, помеченные звездочкой, издаются одновременно как отдельными выпусками, так и в виде сводного тома. Условия подписки на отдельные выпуски Реферативного журнала имеются в проспектах «Союзпечати».

ГОДОВАЯ И ПОЛУГОДОВАЯ ПОДПИСКА
ПРИНИМАЕТСЯ В ГОРОДСКИХ ОТДЕЛАХ «СОЮЗПЕЧАТЬ», КОНТОРАХ И ОТДЕЛЕНИЯХ СВЯЗИ, В ПУНКТАХ ПОДПИСКИ И ОБЩЕСТВЕННЫМИ УПОЛНОМОЧЕННЫМИ НА ЗАВОДАХ И ФАБРИКАХ, В НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИХ ИНСТИТУТАХ, УЧЕБНЫХ ЗАВЕДЕНИЯХ, УЧРЕЖДЕНИЯХ И ОРГАНИЗАЦИЯХ.
ПОДПИСКА ПРИНИМАЕТСЯ ТАКЖЕ В МАГАЗИНАХ «АКАДЕМКНИГА», А ТАКЖЕ КОНТОРОЙ «АКАДЕМКНИГА» — МОСКВА, ПУШКИНСКАЯ УЛ., Д. 23